

**FREILANDEXPERIMENTE ZUR BEDEUTUNG
DER HORIZONTÜBERHÖHUNG
FÜR DAS VERHALTEN
VERSCHIEDENER LITORALCRUSTACEEN**

Gertraud Link

1975



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551907_0062

FREILANDEXPERIMENTE ZUR BEDEUTUNG DER
HORIZONTÜBERHÖHUNG FÜR DAS VERHALTEN
VERSCHIEDENER LITORALCRUSTACEEN

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des
Fachbereichs Biologie
an der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Gertraud Link
aus
Amorbach 1975



1. Berichterstatter: Prof.Dr.Otto Siebeck
2. Berichterstatter: Prof.Dr.Jürgen Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 2.7.1975

- INHALT -

	Seite
I. EINLEITUNG	1
II. METHODIK	6
1. Versuchstiere	6
2. Versuchsanlagen	14
2.1 Die gekammerte Röhre	15
2.2 Versuchsdurchführung	15
2.3 Das Kreisbecken	18
2.4 Versuchsdurchführung	20
3. Versuchsorte	25
4. Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung	31
5. Statistische Auswertung	34
III. ERGEBNISSE	40
1. Gibt es unter experimentellen Bedingungen im Uferbereich einen wesentlichen Unter- schied im Verhalten von Litoral- und Pelagialcrustaceen?	40
2. Verhalten sich die Litoralcrustaceen unter gleichartigen optischen Bedingungen einheitlich?	44
3. Sind die bei Litoralcrustaceen gefundenen Unterschiede typisch für alle Uferbereiche?	54
4. Welchen Einfluß hat die Größe der Horizontüberhöhung auf das Verhalten der Litoralcrustaceen?	65
IV. DISKUSSION	104
V. ZUSAMMENFASSUNG	109
VI. LITERATUR	112

I. EINLEITUNG

Zwischen dem Pelagial und Litoral eines Sees bestehen - wenn nicht in der Regel - so doch zumindest zeitweilig Austauschbewegungen des Wassers. Dabei sind horizontale Wasserströmungen festzustellen, durch die planktische Crustaceen über weite Strecken verdriftet werden. Im Grenzfall kann es zu einer Vermischung von Pelagial- und Litoralcrustaceen kommen; jedoch werden in der Regel von diesen Strömungen hauptsächlich Pelagialplankter betroffen. Sie sind nämlich nicht in der Lage, sich wie die Litoralbewohner auf irgendeine Weise am Substrat festzusetzen.

Sobald die Strömungsgeschwindigkeit durch die Eigenbeweglichkeit der Pelagialcrustaceen überwunden werden kann, verlassen die Tiere zielgerichtet die Uferregion. Sie zeigen eine für alle bisher untersuchten Arten typische Verhaltensweise, die man als "Uferflucht" bezeichnet hat. Nach den Untersuchungen von SIEBECK (1968) ist sicher, daß diese Wanderung durch die Gegenwart einer Horizontüberhöhung ausgelöst und gesteuert wird: Die Pelagialcrustaceen verlassen die Uferregion und schwimmen zum Pelagial, indem sie sich in Richtung der Horizontalprojektion des "Hellfeldes" innerhalb des doppelten Grenzwinkels orientieren. In ein "Hell"- und "Dunkelfeld" läßt sich die vom

doppelten Grenzwinkel definierte kreisrunde Fläche an der Wasseroberfläche stets dann einteilen, wenn eine Horizontüberhöhung wirksam ist, deren Reflexionsstrahlung erheblich geringere Intensität als die vom freien Himmel ausgehende Strahlung besitzt.

Normalerweise wird die Horizontüberhöhung am Ufer durch Schilfgürtel, Uferböschung, Bäume, Wald oder Berge im Hintergrund gebildet. Im Vergleich zur Himmels- oder gar Sonnenstrahlung ist die von den genannten Objekten ausgehende und in das Wasser eindringende Strahlung von wesentlich geringerer Intensität (es gibt eine Ausnahme: schneebedeckte Felder im direkten Sonnenlicht!) Somit enthält der durch den doppelten Grenzwinkel bestimmte Oberlichtbereich in Ufernähe stets ein mehr oder weniger großes uferseitiges "Dunkelfeld". Dieses stellt die für das Uferfluchtverhalten wesentliche optische Marke dar.

In die Litoralzone verdriftete Pelagialcrustaceen (SIEBECK, 1968) und Pelagialrotarien (PREISSLER, 1974, unveröffentlicht) finden also in ihren Wohnbereich zurück. Wie steht es mit den Litoralcrustaceen, die gelegentlich in das freie Wasser des Pelagials verdriftet werden? In diesem Zusammenhang wäre folgendes denkbar: Litoralcrustaceen wandern in Richtung der Horizontal-

projektion des "Dunkelfeldes" zum Ufer zurück. Ein derartiges Verhalten wäre dem der Pelagialcrustaceen genau entgegengesetzt. Allerdings müßten die Litoralcrustaceen unter bestimmten Bedingungen ihre Wanderung in Richtung des Ufers beenden, da sonst unmittelbar am Ufersaum eine Ansammlung von Tieren zustande käme; das ist aber nie der Fall. Wie also finden Litoralcrustaceen in ihren Biotop zurück? Können sie sich mit Hilfe derselben optischen Marken orientieren wie Pelagialcrustaceen?

Es ist leider unmöglich, diese Frage durch Experimente mit direkter Beobachtung der einzelnen Tiere zu analysieren, denn die in hinreichender Menge zur Verfügung stehenden Litoralcrustaceen sind mit freiem Auge kaum wahrnehmbar. Somit bleibt nur der Ausweg über eine indirekte Methode: Aus der Änderung einer vorgegebenen räumlichen Verteilung der Versuchsobjekte muß auf das Verhalten des Einzeltieres geschlossen werden. Dabei ist darauf zu achten, daß die Versuchsanlagen die natürlichen Verhältnisse, insbesondere die optischen, nicht wesentlich verändern. Es schien zweckmäßig, gelegentlich Pelagialcrustaceen in die Versuche mit einzubeziehen, da ihr Verhalten unter den zu wählenden Versuchsbedingungen relativ gut bekannt ist. So läßt sich

ein bestehender Unterschied im Verhalten zwischen Pelagial- und Litoralcrustaceen deutlicher herausarbeiten. Unter Berücksichtigung dieses einen und weiterer spezieller Aspekte soll das Thema dieser Arbeit folgendermaßen differenziert werden:

1. Gibt es unter den gewählten experimentellen Bedingungen im Uferbereich einen wesentlichen Unterschied im Verhalten von Litoral- und Pelagialcrustaceen?
2. Verhalten sich die Litoralcrustaceen im Uferbereich unter gleichartigen optischen Bedingungen einheitlich?
3. Sind die bei Litoralcrustaceen gefundenen Unterschiede typisch für alle Uferbereiche?
4. Welchen Einfluß hat die Größe der Horizontüberhöhung auf das Verhalten der Litoralcrustaceen?

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. OTTO SIEBECK, danke ich für die Überlassung des Themas und für das stete Interesse am Fortgang meiner Arbeit, Frau Prof. Dr. AGNES RUTTNER für die Aufnahme in der Biologischen

Station der österreichischen Akademie der Wissenschaften in LUNZ AM SEE/NÖ.

Eine stets zuverlässige Hilfe am See war mir Fräulein GABI AIGNER, LUNZ. Ihr, sowie Frau JILL SIEGERSTETTER, Institut für medizinische Datenverarbeitung der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung, MÜNCHEN, die mich bei der statistischen Behandlung der Versuchsergebnisse beraten hat, gilt mein Dank.

II. METHODIK

Die Untersuchungen wurden am LUNZER UNTERSEE, LUNZER OBERSEE/NIEDERÖSTERREICH und am BANSEE/CHIEMGAU durchgeführt.

1. Versuchstiere

LUNZER UNTERSEE: MACROCYCLOPS ALBIDUS JURINE, EUCYCLOPS SERRULATUS FISCHER, CHYDORUS SPHAERICUS O.F. MÜLLER, ACROPERUS HARPAE BAIRD, GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA FISCHER, außerdem - zum Vergleich - drei Vertreter aus dem Pelagial: EUDIAPTOMUS GRACILIS G.O. SARS, CYCLOPS TATRICUS KOZMINSKI und DAPHNIA LONGISPINA O.F. MÜLLER.

LUNZER OBERSEE: EUCYCLOPS SERRULATUS FISCHER, PERACANTHA TRUNCATA O.F. MÜLLER, CHYDORUS SPHAERICUS O.F. MÜLLER, ACROPERUS HARPAE BAIRD, POLYPHEMUS PEDICULUS LINNÉ.

BANSEE: PERACANTHA TRUNCATA O.F. MÜLLER, CHYDORUS SPHAERICUS O.F. MÜLLER, SCAPHOLEBERIS MUCRONATA O.F. MÜLLER, POLYPHEMUS PEDICULUS LINNÉ.

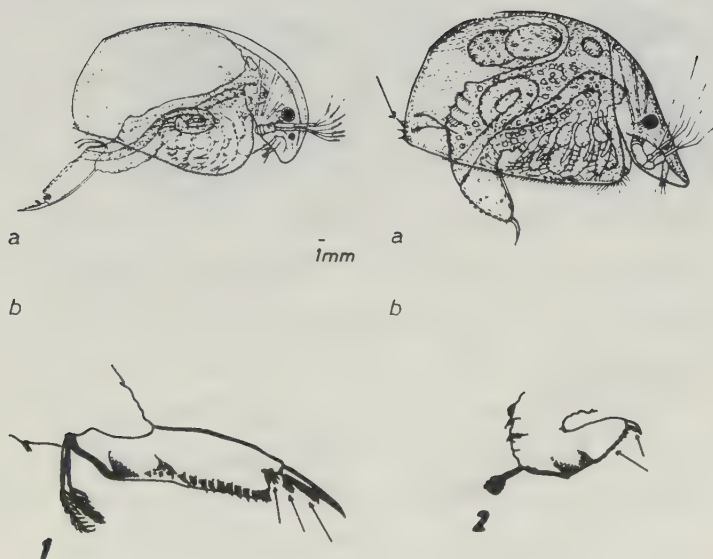


Abb. 1: Versuchstiere (A).

In den Abbildungen wird jeweils durch einen Pfeil auf ein wesentliches Bestimmungsmerkmal hingewiesen.

1: ACROPERUS HARPAE BAIRD

a) weibl. Habitus, Länge bis 1 mm (in der Abb. angegeben)

b) weibl. Postabdomen.

2: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA FISCHER

a) weibl. Habitus, Länge bis 0,7 mm

b) weibl. Postabdomen (nach HERBST und STREBLE/KRAUTER)



Abb. 2: Versuchstiere (B).

In den Abbildungen wird jeweils durch einen Pfeil auf ein wesentliches Bestimmungsmerkmal hingewiesen.

1: CHYDORUS SPHAERICUS O.F. MÜLLER

a) weibl. Habitus, Länge bis 0,5 mm

b) weibl. Postabdomen.

2: PERACANTHA TRUNCATA O.F. MÜLLER

a) weibl. Habitus, Länge bis 0,7 mm

b) weibl. Postabdomen (nach HERBST und STREBLE/KRAUTER)

Die zu den Chydoriden gehörenden Cladocerenarten ACROPERUS HARPAE (Abb. 1/1), GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA (Abb. 1/2), CHYDORUS SPHAERICUS (Abb. 2/1) und PERACANTHA TRUNCATA (Abb. 2/2) sind besonders klein (< 1 mm) und ebenso wie die etwas größeren COPEPODEN MACROCYCLOPS ALBIDUS (ca. 2,5 mm) (Abb. 3) und EUCYCLOPS SERRULATUS (ca. 1,4 mm) (Abb. 4) vorwiegend in submersen Pflanzenbeständen zu finden.

CHYDORUS SPHAERICUS soll nach BIRGE (in HUTCHINSON, 1967) im LAKE MENDOTA gelegentlich auch im pelagischen Plankton auftreten, und zwar dann, wenn es in dem See zu einer Algenblüte kommt.

In den von mir untersuchten Gewässern war das aber noch nie der Fall. WESENBERG - LUND (1939) bezeichnet CHYDORUS SPHAERICUS als sommerpelagisch; die Tiere sollen im Herbst ins Litoral wandern. Ein entsprechendes Verhalten wurde von SIEBECK (1960) für ACANTHODIAPTOMUS DENTICORNIS und DAPHNIA LONGISPINA im LUNZER OBERSEE nachgewiesen. Es ist jedoch in beiden Fällen auf die Weibchen beschränkt.

POLYPHEMUS PEDICULUS kommt im ERLAUFSEE auch im Pelagial vor, jedoch ist dies nach SAMPL (1967) nur gelegentlich der Fall, so daß dieser Krebs meist auf die Uferzone beschränkt ist. Die Ursache für diese Verteilungsunterschiede ist nicht bekannt.

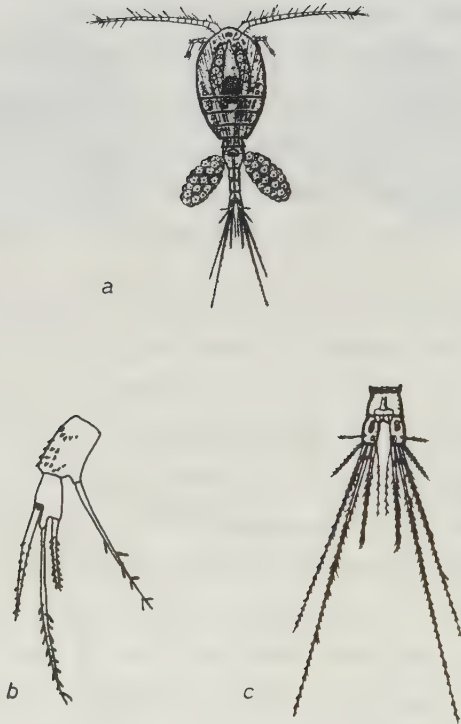


Abb. 3: Die in den Experimenten getesteten Litoral-copepoden (1)

MACROCYCLOPS ALBIDUS JURINE, Länge bis 2,5 mm

a) weibl. Habitus

b) P₅

c) Furca

(nach KIEFER und STREBLE/KRAUTER)

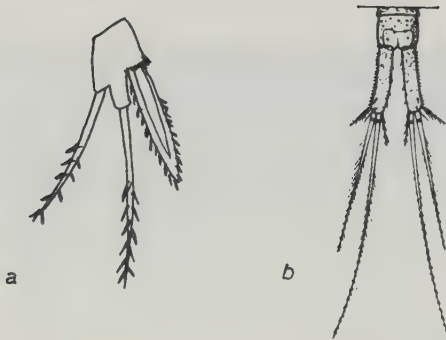


Abb. 4: Die in den Experimenten getesteten Litoral-copepoden (2)

EUCYCLOPS SERRULATUS FISCHER

a) P₅

b) Furca

Wichtigstes Bestimmungsmerkmal für die Vertreter der Copepoden ist das Beinpaar des letzten Thoraxsegmentes (P₅). Beim Auszählen größerer Planktonmengen ist das Bestimmen nach dem 5. Beinpaar jedoch nicht möglich und es kann, wenn nur zwei Arten vorhanden sind, die Furca als Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden

(nach KIEFER und STREBLE/KRAUTER)

Es spricht jedoch viel dafür, daß die Tiere sich normalerweise im Uferbereich und zwar nahe der Wasseroberfläche aufhalten. Somit ist eine Drift in andere Seeabschnitte leicht möglich.

Die meisten Versuche wurden am LUNZER UNTERSEE durchgeführt. Hier sind im Pelagial hauptsächlich vier Crustaceenarten, DAPHNIA LONGISPINA, BOSMINA LONGISPINA, EUDIAPTOMUS GRACILIS und CYCLOPS TATRICUS vorherrschend, wie Auszählungen eines Vertikalwanderungsexperimentes (28./29.7.1969) zeigen.

Als charakteristische Organismen der Uferregion geben WOLTERECK (1906) und BREHM (1907) GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA, ACROPERUS HARPAE, EUCYCLOPS SERRULATUS, MACROCYCLOPS ALBIDUS und CHYDORUS SPHAERICUS an. Da die Litoralcrustaceen hauptsächlich im Pflanzendickicht zu finden sind und nur das Ostufer des LUNZER UNTERSEES dicht bewachsen ist, wurden dort alle Fänge durchgeführt (Abb. 5). Man kann den Uferbereich an dieser Stelle in zwei Regionen einteilen: Vom Ufer bis zum Makrophytenbestand erstreckt sich ein planktonarmer Bereich, dem sich die planktonreiche Zone mit dichtem submersem Pflanzenbestand (ELODEA CANADENSIS, POTAMOGETON SPEC., MYRIOPHYLLUM SPEC.) anschließt.

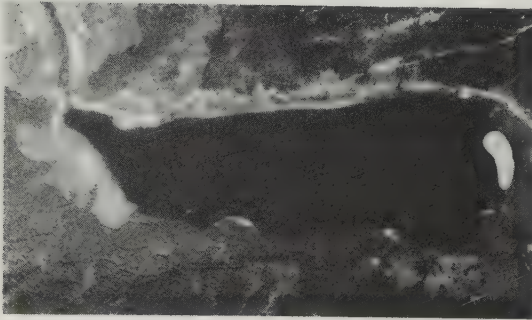


Abb. 5: Die Lage des Makrophytenbestandes am Ostufer des LUNZER UNTERSEES. - Das Pflanzendickicht ist weiß eingezeichnet.

Die fünf getesteten Litoralcrustaceen lassen sich nach der jeweils dominierenden Fortbewegungsweise in zwei Gruppen einteilen:

1. freischwimmende Tiere, die sich jedoch gelegentlich auf dem Substrat niederlassen und
2. kletternde Tiere, die zwar ebenfalls schwimmen können, sich aber meist auf dem Substrat bewegen.

Zur ersten Gruppe gehören die Cyclopiden MACROCYCLOPS

ALBIDUS und EUCYCLOPS SERRULATUS, die sich an Stengeln und Blättern halten können.

Die ausgewählten Cladocerenarten gehören zur zweiten Gruppe. GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA ist an starken Bewuchs gebunden und an pflanzenfreien Stellen nur selten anzutreffen. Dieser Krebs gehört zu den ausgesprochen schlechten Schwimmern. Das gilt auch für ACROPERUS HARPAE, während CHYDORUS SPHAERICUS zu den guten Schwimmern zu zählen ist.

Das jahreszeitliche Auftreten der einzelnen Arten ist unterschiedlich: CHYDORUS SPHAERICUS war während der gesamten Untersuchungszeit (Juni - November) stets gleichhäufig. GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA war hauptsächlich in den Sommermonaten vorhanden, während ACROPERUS HARPAE vor allem im Früh- und Spätsommer reichlich zu finden war.

2. Versuchsanlagen

Alle die genannten Versuchstiere sind so klein, daß sie sich der unmittelbaren Beobachtung im Experiment entziehen. In den von mir verwendeten Versuchsanlagen (gekammete Röhre bzw. Kreisbecken) wird daher die Verteilung von Populationen bestimmt. Die Versuchs-

tiere haben die Möglichkeit, in verschiedene Himmelsrichtungen zu schwimmen. Ihr Verhalten, insbesondere die von ihnen bevorzugte Wanderrichtung, ergibt sich aus der Verteilung in den verwendeten Versuchsbecken, in den Kammern der Röhre bzw. des Kreisbeckens.

2.1 Die gekammerte Röhre

Die gekammerte Röhre ist aus glasklarem Plexiglas hergestellt. Sie ist 3 m lang, mit einem Durchmesser von 20 cm (Wandstärke 8 mm) (Abb. 6). Wie der Name schon andeutet, läßt sich die Röhre in einzelne Kammern (12) aufteilen, indem von außen Blechschieber eingeschoben werden. Die beiden Rohrenden sind durch einen mit Planktongaze bespannten Kunststoffring abgeschlossen. Am Boden jeder Kammer ist ein kurzes Rohr mit einem darüber gleitenden Rohrstutzen angebracht. Der Rohrstutzen ist mit Planktongaze bespannt. Am Ende des Versuchs, wenn die Röhre über den Wasserspiegel gehoben wird, und das Wasser aus den einzelnen Kammern ausläuft, "sammeln" sich die Tiere auf der Planktongaze an.

2.2 Versuchsdurchführung

Die gekammerte Röhre wird auf einer stabilen Unterlage unter Wasser aufgestellt (Abb. 7); sie füllt

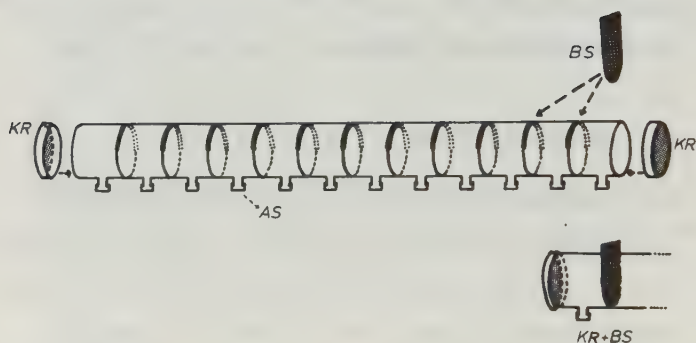


Abb. 6: Die gekammerte Röhre, Seitenansicht der Versuchsanlage.

BS: Blechschieber - AS: Rohrstutzen -
KR: Kunststoffring - KR+BS: abgeschlossene Endkammer.

sich dabei mit planktonfreiem Wasser. Vor dem Versuch werden die Tiere in eine beliebige vorher abgeschlossene Kammer ("Einsetzkammer") eingesetzt. Das Einsetzen erfolgt durch den Rohrstutzen. Die Röhre muß daher zunächst so aufgestellt werden, daß alle Abflußstutzen nach oben gerichtet sind. Der



Abb. 7: Aufstellung der Röhre im Uferbereich
des LUNZER UNTERSEES.

mit Planktongaze bespannte Rohrstutzen der "Ein-
setzkammer" wird abgenommen und der Planktonfang
eingefüllt. Anschließend setzt man den Rohrstutzen
auf und dreht die Röhre so, daß die Abflußstutzen
nach unten zeigen. Wenn keine Turbulenzerscheinungen
(Herumwirbeln von Detritusteilchen oder Tieren) mehr

festzustellen sind, wird die "Einsetzkammer" geöffnet, indem die beiden Blechschieber herausgezogen werden. Da die Röhre im großen und ganzen senkrecht zum Verlauf des Ufersaumes aufgestellt ist, haben die Crustaceen nun die Möglichkeit, sich in Richtung Seemitte oder Ufer zu bewegen. Aus Vorversuchen ergab sich als geeignete Versuchsdauer die Zeit von 20 Minuten. Danach werden sämtliche Kammern geschlossen und die Röhre vorsichtig aus dem Wasser gehoben. Die Tiere "sammeln" sich in den Rohrstutzen und werden von dort, nach Kammern getrennt, in Tuben gespült, mit Formol fixiert und später unter dem Mikroskop ausgezählt.

2.3 Das Kreisbecken

Wie schon angedeutet, kann aufgrund der in der gekammerten Röhre festgestellten Tierverteilungen nur entschieden werden, ob sich die Tiere vom Ufer entfernt oder ob sie sich ihm genähert haben. Das muß nicht in der Himmelsrichtung erfolgt sein, die durch die Lage der Röhre vorgegeben ist. Das Kreisbecken soll daher einer genaueren Bestimmung der gewählten Himmelsrichtung dienen. Es ist, wie die Röhre, aus glasklarem Plexiglas hergestellt.

Die Versuchsanlage besteht aus mehreren Teilen:

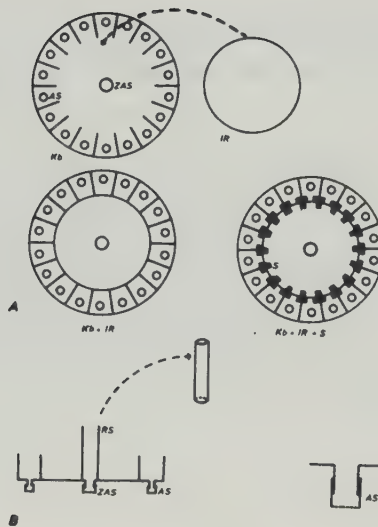


Abb. 8: Das Kreisbecken.

A: Aufsicht des verwendeten Kreisbeckens (Kb) mit den 18 radialen Kammerwänden, den 18 Auslaufstutzen (AS) der Radialkammern und dem zentralen Auslaufstutzen (ZAS); IR =Innenring - ($Kb+IR$): geschlossenes Kreisbecken - ($Kb+IR+S$): geschlossenes und abgedichtetes Kreisbecken

B: Seitenansicht des geschlossenen Kreisbeckens mit Rohrstutzen (RS). AS: Kammerauslauf vergrößert; er besteht aus zwei konzentrischen Rohrstutzen.

dem Kreisbecken (Kb), einem Innenring (IR), einem Rohrstutzen (RS) zum Ansammeln der Versuchstiere unmittelbar vor dem Experiment (Durchmesser ca. 5 cm) und 18 "Schiebern" (S) zur Abdichtung der Radialkammern.

Das Kreisbecken (Wandstärke 8 mm, Höhe 155 mm, Durchmesser 600 mm) ist an der Peripherie in 18 Kammern eingeteilt. Diese haben, vom Zentrum der Arena aus gemessen, einen Öffnungswinkel von 20° . Am Boden jeder Kammer sind jeweils zwei kleine konzentrische Rohrstutzen (Auslaufstutzen) angesetzt. Der bewegliche äußere Stutzen ist auf einer Seite mit Planktongaze bespannt. Mit Hilfe des Innenringes können die 18 Kammern gleichzeitig geschlossen werden. Die beschriebene Versuchsanlage war für Uferfluchtexperimente mit Pelagialplanktern verwendet worden (SIEBECK, 1968). Da meine Versuche mit den besonders kleinen Formen der Litoralcrustaceen durchgeführt wurden, war es nötig, die Anlage anzupassen, indem zusätzlich zum Innenring besondere Schieber (aus Trovidur) hergestellt wurden, die einen hinreichenden Abschluß der Kammern ermöglichten.

2.4 Versuchsdurchführung

Die Arena wird am Versuchsort im See auf einer stabilen



Abb. 9: Aufstellung des Kreisbeckens im See.

Unterlage (z.B. auf Holzpflocken) so aufgestellt, daß sie etwa 2 cm aus dem Wasser herausragt (Abb. 9).

Es besteht die große Gefahr, daß die Plankter beim Sortieren vor dem Versuch erheblich geschädigt werden. Daher wird das Sortieren der Tiere unterlassen. Allerdings muß dann in Kauf genommen werden, daß die Gesamtzahl der pro Versuch eingesetzten Tiere zum Teil erheblich schwankt und das Zahlenverhältnis der eingesetzten Arten unterschiedlich ist.

Der gesamte Planktonfang wird vor dem Experiment in den Rohrstutzen eingesetzt, der im Zentrum der Arena aufgestellt worden war. Sobald keine Turbulenzerscheinungen mehr zu beobachten sind (vgl. S.17), wird der Rohrstutzen sehr vorsichtig hochgezogen. Die Tiere haben nun die Möglichkeit, vom Zentrum des Beckens aus in jede beliebige Himmelsrichtung zu wandern. Nach zehn Minuten werden die Kammern durch den Innenring gleichzeitig geschlossen, die "Schieber" nacheinander eingesetzt und die Arena langsam aus dem Wasser gehoben, so daß das Wasser durch die Rohrstutzen abläuft. Die Tiere "sammeln" sich auf der Gaze in den Auslaufstutzen, aus welchen sie in Tuben gespült und mit Formol fixiert werden. Anschließend werden sie unter dem Mikroskop ausgezählt.

Sämtliche Versuche wurden vor Sonnenaufgang, nach Sonnenuntergang (Bewölkungsgrad 0/10) oder bei einem Bewölkungsgrad von 10/10 (Himmel ganz bedeckt, homogene Bewölkung) durchgeführt. Nur unter diesen Bedingungen gilt die vor oder nach dem Versuch gemessene Helligkeitsverteilung auch für die Dauer des Versuchs. Bei wechselnder Bewölkung ist keine Angabe über die Helligkeitsverteilung während des

Versuchs möglich. Unter derartigen Bedingungen wurden daher keine Versuche durchgeführt.

Obgleich die Tiere vor dem Versuch nicht aussortiert und daher weitgehend geschont werden, sind Beeinträchtigungen ihres normalen Verhaltens nicht von vornherein auszuschließen. Beeinträchtigungen könnten durch folgende Faktoren entstehen:

1. durch den Fang
2. durch das notwendige Anreichern der Tiere vor dem Versuch
3. durch plötzliche starke Helligkeitsunterschiede
4. durch den Transport vom Fangort zum Versuchsort
5. durch das unvermeidliche Herumwirbeln der Tiere beim Einfüllen in den Rohrstutzen kurz vor dem Versuch.

Beim Fang mit dem Netz wurde stets darauf geachtet, die Tiere mit einer Restmenge von Wasser in den Sammelbehälter zu übertragen. Auch wurde der Sammelbehälter vor Licht geschützt oder der Fang in der frühen Dämmerung durchgeführt. Die Tiere wurden nicht im engen Sammelgefäß, sondern in einem großen Glasbehälter untergebracht, der direkt im Wasser der Litoralzone stand. Damit war zugleich auch gesichert,

daß die Wassertemperatur beibehalten wurde und die Tiere sich an die später im Experiment gegebene Helligkeit gewöhnen konnten.

Wie bereits erwähnt, war eine Anreicherung des Fanges unvermeidbar, wenn man zu auswertbaren Versuchen kommen wollte. Unter diesen Umständen mußte jedoch damit gerechnet werden, daß die Tiere nicht normal reagieren würden ("crowding-effect"). In einigen Vorversuchen wurden die Tiere nicht in den zentralen Rohrstutzen sondern in den vom Innenring des Kreisbeckens eingeschlossenen Raum gesetzt, dessen Volumen nahezu das zehnfache von dem des zentralen Rohrstutzens beträgt. Aus diesen Vorversuchen ergab sich, daß die von mir gewählte Anreicherung der Tiere ohne Effekt blieb: die Litoralcrustaceen zeigten, unabhängig von der gewählten Konzentration, gleiche Verhaltensweisen. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, daß höhere Konzentrationen zu einem abweichenden Verhalten geführt hätten. Diese Frage wurde jedoch nicht weiter verfolgt.

Auch der Transport der Tiere und vor allem das Umsetzen in den zentralen Rohrstutzen kurz vor dem Versuch können zu Verhaltensweisen führen, die nicht

als "normal" zu bezeichnen sind. Es war daher nötig zu prüfen, ob eine verlängerte Wartezeit im zentralen Rohrstutzen das Versuchsergebnis beeinflusst. Das Plankton wurde daher eine Stunde im Rohrstutzen belassen, dieser dann erst hochgezogen. Wie die Experimente zeigen, haben Transport und Umfüllen der Tiere keine Störwirkung: die Krebse wählten dieselbe Wanderrichtung, unabhängig davon, ob sie schon nach einigen Minuten oder erst nach einer Stunde mit ihrer Wanderung beginnen konnten.

3. Die Versuchsorte

Die mit der gekammerten Röhre und dem Kreisbecken durchgeführten Experimente fanden an verschiedenen Stellen im Uferbereich der genannten Seen statt. Was die Experimente am LUNZER UNTERSEE betrifft, so ergibt sich die Lage der Versuchsorte (A,B,C,D, G und S) aus Abb. 10.

Im LUNZER OBERSEE und im BANSEE wurden die Versuche auf eine Stelle am Westufer beschränkt.

An Ufern verschiedener Topographie ergeben sich Unterschiede in der räumlichen Helligkeitsverteilung. In den Experimenten am LUNZER UNTERSEE kam es unter anderem darauf an, das Verhalten der Tiere bezüglich dieser Unterschiede zu testen. Bei den Orten A und S

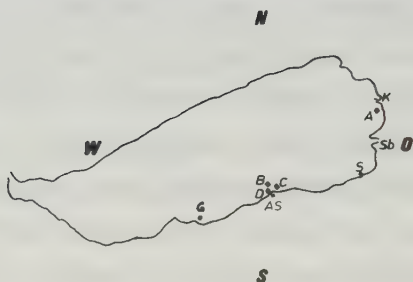


Abb. 10: Die Versuchspunkte A,B,C,D,G und S in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES.
K = Kanal - Sb = Seebach - AS = "Antenstein".

handelt es sich um Uferpartien mit relativ niedriger, bei den Orten B, C und D mit hoher Horizontüberhöhung. D und C unterscheiden sich im wesentlichen in der Form der Horizontüberhöhung, da sich zwischen D und C ein Felsen befindet. Bei C ist die Horizontüberhöhung an der Westseite des Kreisbeckens etwas vorgezogen, bei D an der Ostseite. Die Standorte B und D unterscheiden sich hauptsächlich in den für die Horizontüberhöhung gemessenen Höhenwinkeln, da B ca. 2 m weiter vom Ufer entfernt ist als D (Abb. 12). Einzelheiten sind aus den Abb. 17 und 42 zu entnehmen.



Abb. 11: Der Versuchsort "Antenstein" am Südufer des LUNZER UNTERSEES.

Der Versuchsort hat den Vorteil, daß auf engem Raum drei verschiedene Standpunkte mit unterschiedlicher Horizontüberhöhung liegen (vergl. Abb. 10).

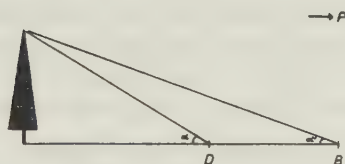


Abb. 12: An den beiden Versuchsstandpunkten B und D unterscheiden sich die für die Horizontüberhöhungen gemessenen Höhenwinkel.

Bei B wurden Werte um 65° , bei D Werte um 87° gemessen.

Die Versuchsorte werden im folgenden Teil der Arbeit unter anderem durch die Darstellung der Horizontüberhöhung charakterisiert, denn es ist die Horizontüberhöhung, die durch ihre Form und Beschaffenheit das räumliche Helligkeitsmuster unter der Wasseroberfläche wesentlich beeinflußt. Das gilt in erster Linie für die räumliche Helligkeitsverteilung innerhalb des doppelten Grenzwinkels. Betrachtet man einen Punkt unter der Wasseroberfläche, so schneiden die von ihm ausgehenden Grenzstrahlen auf der Wasseroberfläche eine Kreisscheibe aus, innerhalb derer die Horizontüberhöhung zur Geltung kommt (Abb. 13). Je höher die Silhouette der Horizontüberhöhung, desto mehr schiebt sie sich in Richtung zum Zentrum der gedachten Kreisscheibe. Dieser Sachverhalt ist der Darstellungsweise der gemessenen Horizontüberhöhung zugrunde gelegt: die Horizontüberhöhung wird als Panoramasilhouette gezeichnet. Die Begrenzung der Kreisscheibe entspricht der Wasseroberfläche. Je höher die Horizontüberhöhung, desto höher ist die Silhouette über der Kreislinie. Sie kann in den Darstellungen entweder in Richtung zum Zentrum der Kreisscheibe gezeichnet werden oder sie wird nach außen aufgetragen (vergl. Abb. 14). Letzteres hat den Vorteil, daß mit der Begrenzung der Kreisscheibe zugleich das Kreisbecken und die in ihm gefundene Tierverteilung anschaulich dargestellt werden können.



Abb. 13: Die Grenzstrahlen, die von einem Punkt unter der Wasseroberfläche ausgehen, schneiden an der Wasseroberfläche eine Kreisscheibe aus. Innerhalb dieser Kreisscheibe wird das Helligkeitsmuster in einem bestimmten Abschnitt von der Horizontüberhöhung bestimmt. Dieser Abschnitt wird als "Flächenanteil der Horizontüberhöhung" bezeichnet.

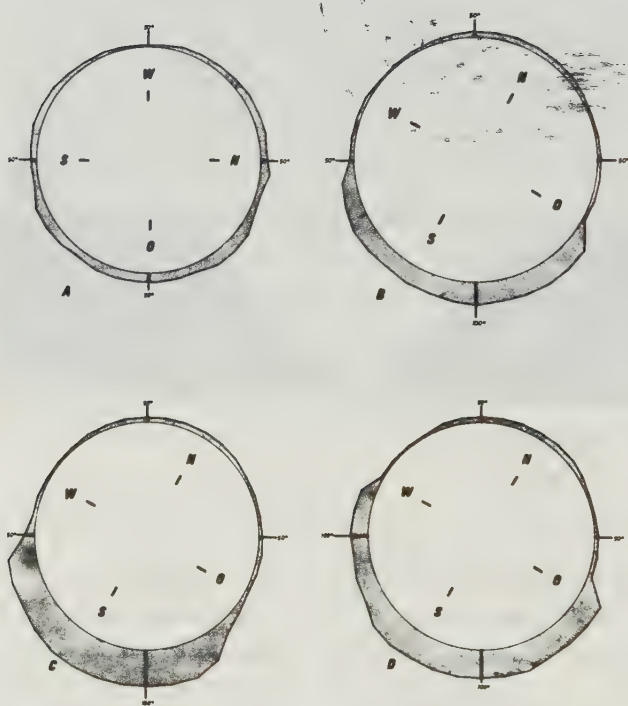


Abb. 14: Kennzeichnende, in allen Verteilungsbildern eingehaltene Darstellungsweise für die verschiedenen Versuchsstandpunkte in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES.

A, B, C und D im Text erläutert.

In Abb. 14 ist die Horizontüberhöhung für die bereits genannten Versuchsorte A,B.C und D nach diesem Verfahren dargestellt.

4. Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung

Die Darstellung der Horizontüberhöhung bietet nur ein grobes Bild der Helligkeitsverteilung innerhalb des doppelten Grenzwinkels. Eine Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung ist daher unumgänglich. Sie wurde grundsätzlich vor jedem Versuch mit Hilfe eines Selenphotoelementes vorgenommen. Dem Öffnungswinkel der Kreisbeckenkammern entsprechend wurde der Öffnungswinkel des Photoelementes durch Vorschalten eines parallelen Röhrensystems (vergl. SIEBECK, 1968, S. 34) ebenfalls auf ungefähr 20° begrenzt. In jedem Horizontalkreis wird somit die Helligkeitsverteilung in 18 Intervallen gemessen, wobei jedes Intervall dem Öffnungswinkel entspricht (Abb. 15A). In der Nullstellung des Gerätes im Vertikalkreis umfaßt der Meßbereich die Zone $+10^{\circ}$ bis -10° um den Zenit. Die Meßstellung 20° erfaßt die Zone zwischen den Breitenkreisen 10° und 30° , die Meßstellung 40° den Bereich zwischen 30° und 50° etc. (Abb. 15B). Es werden somit $(4 \cdot 18) + 1$ (= Richtung Zenit) Messungen durchgeführt und so die Helligkeitsverteilung der

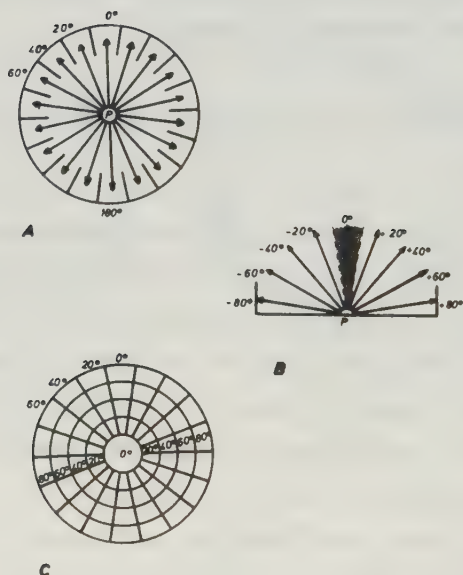


Abb. 15: Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung:

- A: Die verschiedenen Meßstellungen des Photoelementes auf einem Horizontalkreis, Meßintervall 20° .
- B: Die verschiedenen Meßstellungen auf dem Vertikalkreis.
- C: Projektion der Meßfelder auf die Ebene (Aufsicht); die konzentrischen Kreise entsprechen der jeweiligen Meßstellung im Vertikalkreis, die Radien geben die Meßpositionen auf dem Horizontalkreis an.

der Umgebung "abgetastet", die man sich formal auf einer Halbkugel über der Arena dargestellt denken kann. Wird die Halbkugel auf die Ebene projiziert, so ergibt sich eine Kreisfläche mit konzentrischen Kreisen, welche die jeweils 18 Meßwerte der vier Horizontalkreise einschließen (Abb. 15C).

Insgesamt wird die Helligkeitsverteilung somit durch 73 Meßfelder dargestellt, in welche die betreffenden Meßwerte - in relativen Einheiten, bezogen auf das Helligkeitsmaximum = 100% - eingetragen werden. Die Darstellung entspricht somit einem groben Raster der räumlichen Helligkeitsverteilung.

In Gegenwart einer nennenswerten Horizontüberhöhung läßt sich durch diese Maßnahme das Helligkeitsmuster innerhalb des doppelten Grenzwinkels in einen Abschnitt mit relativ hohen und mit niedrigen Helligkeitswerten einteilen. Lage und Größe des "Hell-" bzw. "Dunkelfeldes" werden von der Horizontüberhöhung bestimmt. Für die Darstellungen der Helligkeitsmuster wurde als willkürliche Grenze zwischen "Hell-" und "Dunkelfeld" 20% der maximalen Helligkeit gewählt und die 73 Meßfelder entsprechend zugeteilt.

5. Statistische Auswertung

Um Zufallsergebnisse möglichst zu vermeiden, wurden mindestens drei Versuche unter gleichen Bedingungen (Tageszeit, Bewölkungsgrad, Arenastandort) durchgeführt und diese dann zu einer *Serie* zusammengefaßt. Ausgewertet wurden nur solche Arten, die im Versuchsbecken durch mindestens hundert Individuen vertreten waren.

Da die Tiere vor dem Versuch nicht gezählt werden konnten (vergl. S. 21) variiert ihre Anzahl von Versuch zu Versuch zum Teil beträchtlich. Die Vergleichbarkeit der Tierverteilungen setzt daher eine Normierung voraus: Die Gesamtzahl der Individuen einer Art wird gleich 100% gesetzt und die Tierzahlen pro Kammer auf diesen Wert bezogen.

In Anlehnung an lineare Histogramme (vgl. z.B. Abb. 17 und 18) wurden in den Kreisverteilungsbildern ebenfalls "Säulen" aufgetragen. Während die rechteckigen Säulen eines linearen Histogramms durch die Höhe ($= \Delta y$) und Breite ($= \Delta x$) gekennzeichnet sind, müssen im Kreisdiagramm Polarkoordinaten, Radius und Winkel angegeben werden. In allen Abbildungen entspricht die Länge des Radius den relativen Häufigkeiten Z_r ; der Öffnungswinkel der "Säulen" wurde

Tab. 1: Beispiel für die Auswertung einer Versuchsserie aus 3 Versuchen (1, 2, 3). - K = Kammernummer - Z_a = Anzahl der Tiere einer Art, die in der entsprechenden Kammer gefangen wurden. - ΣZ_a = Gesamtzahl der Tiere einer Art. - G = mittlere Tierzahl pro Kammer der Versuche 1, 2, 3. - Z_r = relative Tierzahl pro Kammer, wenn die Gesamtzahl der in der Versuchsserie gewanderten Tiere = 100% gesetzt wurde.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Z_a	8	16	10	30	36	16	15	12	34	12	12	5	1	5	11	10	8	13
1 ΣZ_a	248																	
Z_a	12	3	14	24	21	24	13	13	36	11	9	5	3	8	9	10	9	9
2 ΣZ_a	233																	
Z_a	12	13	10	17	49	38	25	24	62	25	48	29	32	30	24	13	18	12
3 ΣZ_a	481																	
Z_a	10	10	11	23	35	26	17	16	44	16	23	13	12	14	14	11	11	11
G ΣZ_a	317																	
Z_r	3.15	3.15	3.47	7.25	11.04	8.20	5.36	5.04	13.88	5.04	7.25	4.10	3.78	4.41	4.41	3.47	3.47	3.47

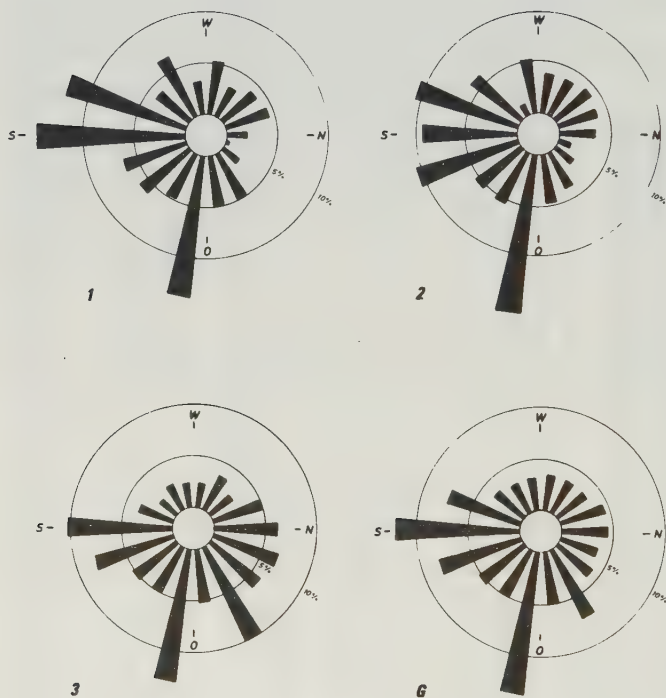


Abb. 16: Ein Beispiel für die Darstellung der Versuchsergebnisse.

Das Verteilungsbild der Serie G ergibt sich als Mittelwert aus drei Einzelversuchen 1,2,3. Im Diagramm wurden relative Tierzahlen pro Kammer auf den Radien (= Mittellinie der Kammer) aufgetragen.

willkürlich auf 8° festgelegt.

Zum besseren Vergleich der verschiedenen Kreisverteilungen wurde als gemeinsame Vergleichsbasis eine Testgröße a definiert, die nach der Formel

$$a = \sum_{i=1}^{i=18} Z_i \cdot \cos \phi_i$$

berechnet wird, wobei Z_i = Anzahl der Tiere einer Kammer, bezogen auf die Gesamtzahl der Individuen, ϕ_i = Winkel zwischen einem durch die jeweilige Kammermitte verlaufenden Radius und einem willkürlich als Null-Linie festgelegten Bezugsradius (Abb. 19 P).

Es gilt für negative a -Werte: Die eingesetzte Population (= Gesamtzahl der Tiere einer Art) verlagert ihren Schwerpunkt in Richtung des Ufers, für positive a -Werte: Der Schwerpunkt der Tierverteilung hat sich in Richtung "Seemitte" verschoben; der Fall a gegen Null entspricht einer gleichmäßigen Verteilung. Werden der Berechnung von a die relativen Häufigkeiten zugrunde gelegt, so ergibt sich als maximaler Wert +100, als minimaler Wert -100.

Mit Hilfe des a -Wertes kann nur beurteilt werden, ob sich die Tierverteilung vom Ufer weg oder zum

Ufer hin verlagert und in welchem Maße dies geschieht; man erhält somit nur eine relativ grobe Information. Bei dieser Methode wird eigentlich mit dem "Verhalten einer Verteilung" operiert. Eine genauere Analyse der gewählten Himmelsrichtung ist damit selbstverständlich nicht möglich. Wenn im Zusammenhang mit dem α -Wert im folgenden von "Verhalten" die Rede ist, so kann dies nur in diesem Sinne aufgefaßt werden.

Eine statistische Prüfung der Verteilung ist in jedem Fall nötig. Verschiedene statistische Testverfahren zur Prüfung von Gleichverteilung (AJNE, 1968; BATSCHELET, 1972; KUIPER, 1960; RAO, 1972; WATSON, 1967) wurden auf ihre Anwendungsmöglichkeit bei den gefundenen Verteilungsbildern geprüft. Die Testmethoden beruhen jedoch alle auf einer stetigen Verteilung und können daher nur ausnahmsweise angewandt werden. WATSON (1967) liefert eine Testgröße A , die für Abweichungen von der Gleichverteilung sehr empfindlich ist; sie kann auch auf diskrete Verteilungen angewandt werden (WATSON, 1973 ; persönliche Mitteilung). Zur Prüfung der Nullhypothese = Gleichverteilung wird die Größe A wie folgt berechnet:

$$A = n^{-1} \int_0^1 \{N(x) - \frac{1}{2} n\}^2 dx$$

Hier ist $N(x)$ die beobachtete Häufigkeitssumme auf dem Halbkreis $[x, x + \frac{1}{2})$, $\frac{1}{2} n$ ist die unter der Nullhypothese erwartete Häufigkeitssumme in jedem Halbkreis. Für alle möglichen Halbkreise werden die Abweichungsquadrate vom erwarteten und beobachteten Wert gebildet, diese dann summiert. Es werden also nicht wie beim χ^2 -Anpassungstest einzelne Häufigkeiten verglichen, sondern jeweils Häufigkeitssummen auf dem Halbkreis. In beiden Fällen ist die Testgröße vom Nullpunkt unabhängig.

Sämtliche Ergebnisse wurden außerdem mit dem χ^2 -Anpassungstest für Gleichverteilung überprüft.

III. ERGEBNISSE

1. Gibt es unter experimentellen Bedingungen im Uferbereich einen wesentlichen Unterschied im Verhalten von Litoral- und Pelagialcrustaceen?

Zur Beantwortung dieser grundsätzlichen Frage wurden Versuche mit der gekammerten Röhre durchgeführt. In all diesen Fällen wurden die Tiere (Litoral- und Pelagialcrustaceen) in die vorletzte zum Ufer gerichtete Kammer der Röhre eingesetzt. Aus den Zählergebnissen folgt:

Die Litoralcrustaceen zeigen nur eine geringe Tendenz in Richtung Pelagial zu wandern; sie verbleiben in der "Einsetzkammer" oder wandern in Richtung des Ufers. Das Tiermaximum aller getesteten Arten liegt auf der Uferseite der Röhre (Abb. 17 und 18).

Im Gegensatz zu diesen Crustaceen wandert der zum Vergleich eingesetzte Pelagialplankter, CYCLOPS TATRICUS, eindeutig in Richtung des Pelagials (Abb. 18 Y). Nahezu die Hälfte aller Tiere wurde in der letzten Kammer (Nr.12) an dem zum Pelagial gerichteten Ende der Röhre gefunden.

Allerdings gibt es auch bei einigen Litoralcrustaceen die Tendenz in Richtung Pelagial zu schwimmen, denn

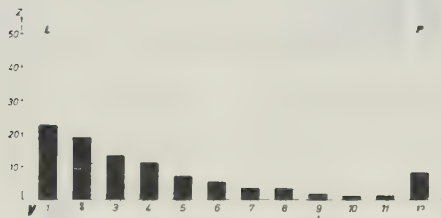
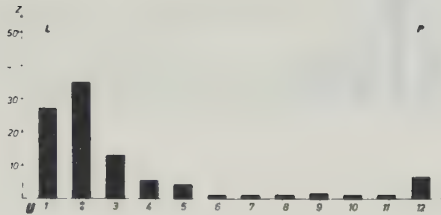


Abb. 17: Das Verhalten von MACROCYCLOPS ALBIDUS
und EUCYCLOPS SERRULATUS.

* : "Einsetzkammer".

U: MACROCYCLOPS ALBIDUS

V: EUCYCLOPS SERRULATUS.

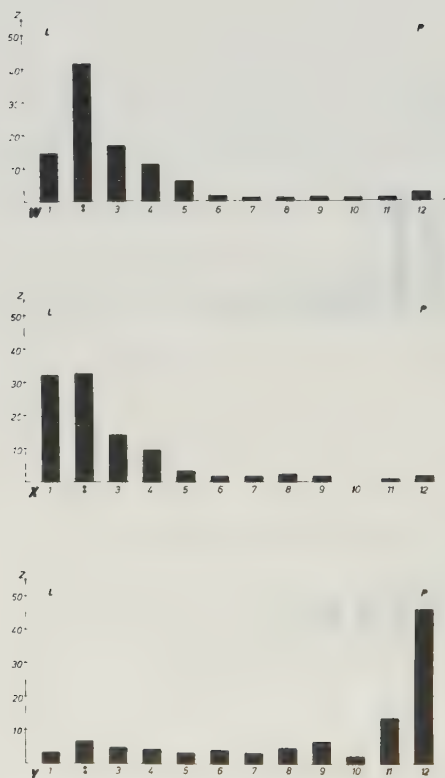


Abb. 18: Das Verhalten verschiedener Litoral-crustaceen und von CYCLOPS TATRICUS (Pelagialbewohner).

W: ACROPERUS HARPAE

X: CHYDORUS SPHAERICUS

Y: CYCLOPS TATRICUS

*: "Einsetzkammer".

für *MACROCYCLOPS ALBIDUS*, *EUCYCLOPS SERRULATUS* und *ACROPERUS HARPAE* ist ein leichter Anstieg der Tierzahl auf der Pelagialseite der Röhre zu finden. Diese Krebse wandern also einerseits und hauptsächlich zum Ufer, andererseits in Richtung Pelagial.

Insgesamt gesehen wird aus den Verteilungsbildern doch klar, daß die getesteten Litoralcrustaceen einheitlich die Richtung zum Ufer bevorzugen. Ein kritischer Vergleich der verschiedenen Arten führt allerdings auf einige Verhaltensunterschiede:

1. Die meisten Vertreter von *MACROCYCLOPS ALBIDUS* und *ACROPERUS HARPAE* bleiben in der "Einsetzkammer" "stehen", dagegen wandert ein beträchtlicher Teil der *EUCYCLOPS SERRULATUS* - Population um eine Kammer zurück (in Richtung Litoral).
2. Bei *EUCYCLOPS SERRULATUS* nehmen die Tierzahlen pro Kammer in Pelagialrichtung relativ kontinuierlich ab, während die anderen Arten hauptsächlich die ersten vier bis fünf Kammern der Röhre besetzen.

Diese Unterschiede in den Verteilungsbildern lassen vermuten, daß die Gruppe der Litoralcrustaceen sich nicht völlig einheitlich verhält, obwohl die Richtung

zum Ufer von allen bevorzugt wird. Dieser Vermutung soll im folgenden Kapitel nachgegangen werden.

Die eingangs gestellte Frage kann bejaht werden: Im Bereich der Litoralzone besteht ein experimentell nachweisbarer Unterschied im Verhalten von Pelagial- und Litoralcrustaceen. Da der Pelagialkrebs *CYCLOPS TATRICUS* die für alle Pelagialcrustaceen typische Uferfluchtreaktion zeigt (SIEBECK, 1968), ist eine Verallgemeinerung zulässig. Während Pelagialcrustaceen immer vom Ufer wegwandern, verbleiben die Litoralcrustaceen *MACROCYCLOPS ALBIDUS*, *EUCYCLOPS SERRULATUS*, *ACROPERUS HARPAE*, *CHYDORUS SPHAERICUS* stets im Uferbereich der Versuchsanlage.

2. Verhalten sich die Litoralcrustaceen im Uferbereich unter gleichartigen optischen Bedingungen einheitlich?

Die Verteilungsbilder aus den Röhrenversuchen zeigen innerhalb der getesteten Litoralcrustaceen kleine Abweichungen, die auf unterschiedliche Verhaltensweisen schließen lassen. Ein eingehender Vergleich wird allerdings erst möglich, wenn differenziertere Ergebnisse vorliegen. Alle weiteren Versuche mit Pelagial- und Litoralcrustaceen wurden daher im Kreis-

becken durchgeführt.

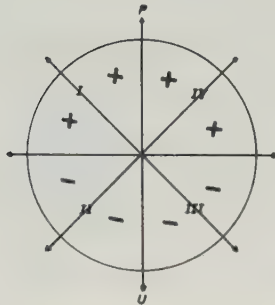


Abb. 19: Hilfsmittel zur Beschreibung der Verhaltensweisen.
Erläuterungen im Text.

Die Beschreibung der Verhaltensweisen soll nach folgendem Schema (Abb. 19) geschehen: Wanderbewegungen, die in Richtung der Quadranten I und IV, also vom Ufer wegführen, erhalten ein positives Vorzeichen, solche, die zum Ufer gerichtet sind (Quadranten II und III) erhalten ein negatives Vorzeichen (vgl. Definition von a , Vorzeichenfolge der Cosinusfunktion, siehe S. 37).

Die Ergebnisse einer am Standort A des LUNZER UNTERSEES (vgl. Abb. 10) durchgeführten Versuchsserie

sind in den Abbildungen 20 und 21 dargestellt. Die Verteilungsbilder der getesteten Litoralcrustaceen zeigen zwar in allen Fällen eine mehr oder weniger stark auffallende Vorzugsrichtung zum östlich gelegenen Ufer, doch beobachtet man bei den Cladoceren im Gegensatz zu den Copepoden eine zweite, nach Süden weisende Vorzugsrichtung. Die Cladoceren schwimmen also auch längs des Ufersaumes. Neben diesem Unterschied besteht bei den Copepoden, im Vergleich zu den Cladoceren, die Tendenz zu einer gleichförmigen Verteilung. Das Verhalten der Litoralcrustaceen steht jedoch in auffallendem Gegensatz zu dem des Pelagialvertreter CYCLOPS TATRICUS (Abb. 21).

Zieht man für den Vergleich der Verteilungsbilder die auf Seite 37 definierte Testgröße hinzu, so ergibt sich folgendes:

Unter den Copepoden zeigt MACROCYCLOPS ALBIDUS (Abb. 20 U) eine stärkere Verlagerung in Richtung Ufer ($a = -20,2$). Für EUCYCLOPS SERRULATUS (Abb. 20 V) ergibt sich mit $a = -5,0$ ein Wert, der sich einer Gleichverteilung erheblich annähert. Bei den Cladoceren zeigt sich die Tendenz einer Verlagerung zum Ufer sehr deutlich. Der a -Wert von GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA (Abb. 20 W) beträgt $-18,0$, der von CHYDORUS SPHAERICUS (Abb. 20 X) $-22,6$. Im Vergleich

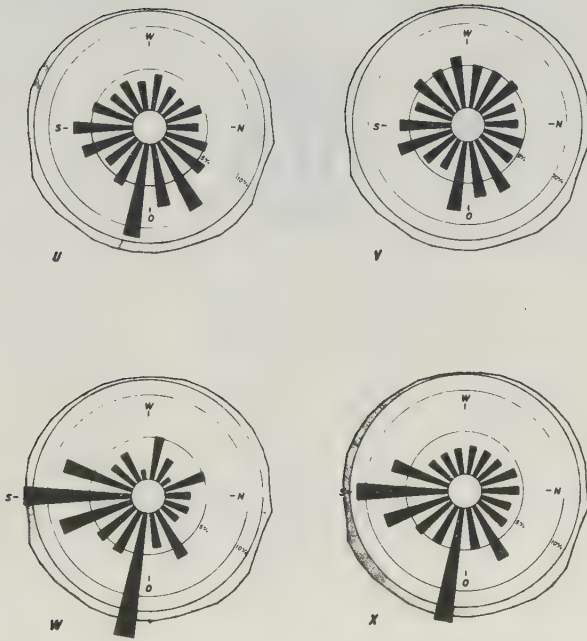


Abb. 20: Kreisverteilung der getesteten Litoral-
crustaceen am Standort A in der Uferregion
des LUNZER UNTERSEES bei 10/10 Bewölkung.
U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRU-
LATUS - W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA -
X: CHYDORUS SPHAERICUS.

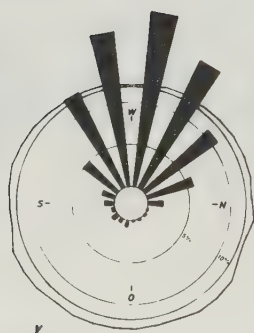


Abb. 21: Kreisverteilung des Pelagialkrebsses
CYCLOPS TATRICUS am Standort A in der
Uferregion des LUNZER UNTERSEES bei 10/10
Bewölkung.

dazu errechnet sich für den Pelagialvertreter
CYCLOPS TATRICUS (Abb. 21) ein a-Wert von +74,4.

Tab. 2: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt A. - Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. K = Kammernummer. - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. - Die Versuchsserie besteht aus 3 Einzelversuchen. U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS - W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA - X: CHYDORUS SPHAERICUS - Y: CYCLOPS TATRICUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	54	64	58	79	108	98	70	88	168	114	137	91	77	57	66	52	50	65	1496
V	23	20	22	17	23	25	17	15	31	25	26	17	18	15	15	20	19	19	367
W	3	9	8	20	30	21	13	13	35	10	15	6	7	7	12	3	7	12	231
X	10	10	11	23	35	26	17	16	44	16	23	13	12	14	14	11	11	11	317
Y	236	161	65	22	16	6	10	7	10	2	3	5	3	24	74	137	217	267	1265

Zusammenfassend ergibt sich somit folgendes:

1. Sämtliche a-Werte für die Verteilungsbilder der getesteten Litoralcrustaceen sind negativ, d.h. die Arten *MACROCYCLOPS ALBIDUS*, *EUCYCLOPS SERRULATUS*, *GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA* und *CHYDORUS SPHAERICUS* wandern bevorzugt in Richtung des Ufers.
2. Das Verhalten der getesteten Litoralcrustaceen unterscheidet sich eindeutig vom Verhalten des Pelagialvertreterers *CYCLOPS TATRICUS*.
3. Die Cladoceren *GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA* und *CHYDORUS SPHAERICUS* zeigen eine bimodale Verteilungsform*).
4. Die Copepoden *MACROCYCLOPS ALBIDUS* und *EUCYCLOPS SERRULATUS* zeigen das bimodale Verteilungsbild der Cladoceren höchstens andeutungsweise; ihre Verteilungsform ist wesentlich einheitlicher, es gibt keine eindeutig bevorzugte Wanderrichtung.

*) Da es zur Zeit noch keinen Test für bimodale Kreisverteilungen gibt, wird bei derartigen Verteilungsbildern von der Anschauung ausgegangen.

Litoralcrustaceen verhalten sich also nicht entsprechend einheitlich wie die bisher untersuchten Pelagialcrustaceen (SIEBECK, 1968), deren hier getesteter Vertreter, CYCLOPS TATRICUS, die bekannte typische Reaktion zeigte. Die Frage nach einer einheitlichen Verhaltensweise bei Litoralcrustaceen kann somit nicht bejaht werden: Im Vergleich zu den relativ gleichartigen Verteilungen der Pelagialcrustaceen weichen die Verteilungsbilder der Litoralcrustaceen z.T. voneinander ab.

Eine am BANSEE durchgeführte Versuchsserie führt zum gleichen Ergebnis: Die getesteten Litoralcrustaceen verhalten sich nicht einheitlich. In Abb. 22 sind die Verteilungsbilder für CHYDORUS SPHAERICUS und PERACANTHA TRUNCATA dargestellt. Während CHYDORUS SPHAERICUS hauptsächlich Wanderrichtungen bevorzugt, die zum Pelagial gerichtet sind, steuert PERACANTHA TRUNCATA nur solche Richtungen an, die zum Ufer hinführen.

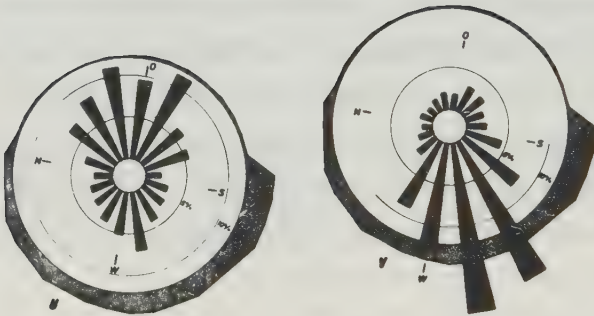


Abb. 22: Kreisverteilung der getesteten Litoral-
crustaceen am Westufer des BANSEES bei
10/10 Bewölkung.

U: CHYDORUS SPHAERICUS ($a = +23,2$)

V: PERCANTHA TRUNCATA ($a = -54,5$)

Tab. 3: Zählergebnisse der Versuchsserien am Westufer des BANSEES.

Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer.

K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer

Art. - Die Versuchsserie besteht aus 4 Einzelversuchen.

U: CHYDORUS SPHAERICUS - V: PERACANTHA TRUNCATA.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	34	26	21	11	7	9	10	13	16	22	13	10	9	6	17	19	35	29	307
V	10	8	6	8	6	9	14	43	68	98	90	40	22	12	11	15	16	9	485

3. Sind die gefundenen Unterschiede im Verhalten der Litoralcrustaceen typisch für alle Uferbereiche?

Im Einflußbereich einer Horizontüberhöhung zeigt ein Pelagialkrebs stets das typische Verhalten: Er verläßt die Uferregion auf nahezu horizontaler Bahn (SIEBECK, 1968). Für die vier getesteten Litoralcrustaceenarten wurden bisher am gleichen Standort unterschiedliche Reaktionen gefunden.

Es stellt sich nun die Frage, ob die gefundenen Reaktionen der Litoralcrustaceen typisch sind d.h. an verschiedenen Standorten in gleicher Weise auftreten. Die folgenden Versuchsserien wurden bei jeweils gleichen Witterungsbedingungen und Tageszeiten, aber an verschiedenen Standpunkten (B und C, außerdem G, vgl. Abb. 10) durchgeführt.

Ergebnisse vom Standpunkt B:

1. MACROCYCLOPS ALBIDUS (Abb. 23 U) bevorzugt südliche Richtungen, die zum Ufer führen. Der Schwerpunkt der Tierverteilung ist nur wenig litoralwärts verschoben ($a = -4,1$), nähert sich also einer Gleichverteilung erheblich; der WATSON-Test lehnt die Nullhypothese aber ab (Irrtumswahrscheinlichkeit $p = 0,148^{-4}$).
2. Die meisten Vertreter von EUCYCLOPS SERRULATUS

schwimmen in Richtung Pelagial (Abb. 23 V). Wie auch der a -Wert ($= +11,1$) zeigt, hat sich der Schwerpunkt der Tierverteilung deutlich in diese Richtung verschoben. Das Versuchsergebnis ist nach WATSON- und χ^2 -Anpassungstest signifikant von der Gleichverteilung verschieden.

3. ACROPERUS HARPAE (Abb. 23 W) zeigt ganz klar ein bimodales Verteilungsbild. Eine relativ kleine Tiergruppe wandert schräg vom Ufer weg in westlichen Richtungen, die größere Anzahl von Tieren schwimmt in südöstlichen Richtungen zum Ufer, so daß sich für a ein negativer Wert ($-23,9$) errechnet.
4. Auch die GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA-Population spaltet sich in zwei, besonders ungleiche Gruppen auf (Abb. 23 X). Die meisten Tiere schwimmen direkt zum Ufer ($a = -41,7$). Eine kleine Gruppe steuert die Pelagialrichtung an.
5. CHYDORUS SPHAERICUS (Abb. 24 Y) bevorzugt anscheinend Richtungen, die zum Ufer führen. Der a -Wert ($-5,4$) läßt aber eher ein gleichmäßiges Verteilungsbild vermuten. Die Prüfungen der Verteilung nach dem WATSON- und χ^2 -Anpassungstest bestätigen die Nullhypothese.

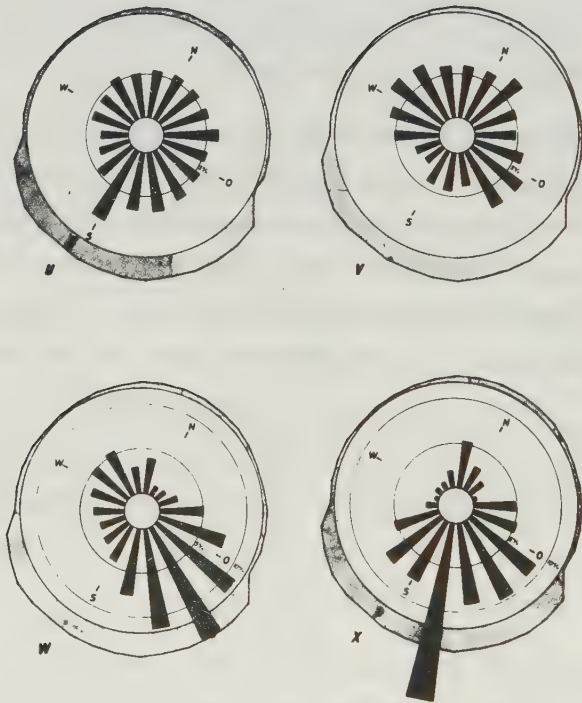


Abb. 23: Kreisverteilung der getesteten Litoral-
crustaceen am Standpunkt B in der Uferregion
des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.
U: MACROCYCLOPS ALBIDUS
V: EUCYCLOPS SERRULATUS
W: ACROPERUS HARPAE
X: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA.

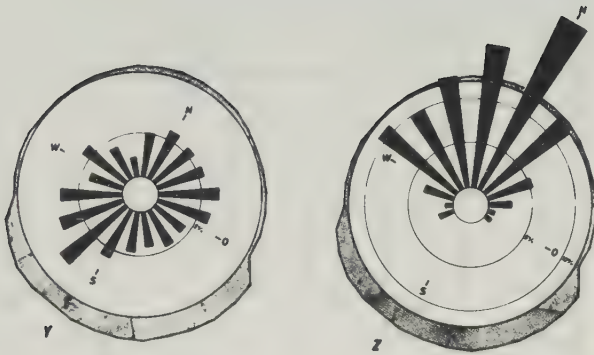


Abb. 24: Kreisverteilung des Litoralkrebsses
CHYDORUS SPHAERICUS (Y) und des Pelagial-
krebsses *EUDIAPTOMUS GRACILIS* (Z) am Stand-
punkt B in der Uferregion des LUNZER UNTER-
SEES bei 0/10 Bewölkung.

Tab. 4: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt B. Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. Die Versuchsserien besteht aus 5 Einzelversuchen.

U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS - W: ACROPERUS HARPAE -
X: GRAPTOLIBERIS TESTUDINARIA - Y: CHYDORUS SPHAERICUS - Z: EUDIAPTOMUS GRACILIS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	62	65	55	55	40	45	58	109	82	82	77	70	67	79	68	68	69	67	1221
V	28	32	34	28	24	14	12	20	21	18	34	34	28	22	24	34	33	28	468
W	33	61	56	46	39	34	38	50	85	127	159	125	88	57	26	16	14	44	1098
X	4	2	2	1	3	11	16	16	42	19	20	19	11	10	7	4	6	11	204
Y	7	12	18	12	21	23	28	18	14	12	14	13	19	21	17	17	18	15	299
Z	14	11	12	4	1	2	-	-	-	-	-	1	1	3	6	13	24	18	110

Tab. 5: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt C.

Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer.

K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. - Die Versuchsserie besteht aus 4 Einzelversuchen.

U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS

W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA - X: CHYDORUS SPHAERICUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	46	53	50	31	21	12	12	20	27	18	20	17	22	30	54	59	66	52	610
V	35	33	20	14	8	5	3	8	9	7	6	8	10	18	22	22	25	29	282
W	5	8	5	9	12	6	7	12	16	3	6	5	4	5	12	11	10	7	143
X	8	10	9	5	5	1	3	2	2	1	2	2	5	15	20	17	12	7	126

6. EUDIAPTOMUS GRACILIS, ein Vertreter des Pelagials wurde im gleichen Versuch getestet. Sämtliche Tiere wandern in Richtung Pelagial, zeigen also ihre charakteristische Uferfluchtreaktion (Abb. 24 Z) ($a = +71,6$).

Ergebnisse am Standpunkt C:

1. MACROCYCLOPS ALBIDUS (Abb. 25 U) wandert in Richtung Pelagial ($a = +29,8$). Der auf der Uferseite des Kreisbeckens gelegene Bereich wird gemieden, hier erreichen die relativen Häufigkeiten nie die 5%-Grenze.
2. Auch EUCYCLOPS SERRULATUS (Abb. 25 V) schwimmt zum Pelagial ($a = +35,4$) in nordwestlichen Richtungen vom Ufer weg. Die litoralwärts gelegenen Kammern des Kreisbeckens sind nur wenig besetzt.
3. Die eingesetzte Population von GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA (Abb. 25 W) spaltet in drei Gruppen auf. Eine steuert in südlicher Richtung das Ufer an, die zweite bewegt sich in nördlicher Richtung zur Seemitte und die dritte Gruppe wandert nahezu parallel zum Ufer (westliche Richtungen). In diesem Fall ist der a -Wert ($= -3,4$) nur wenig von Null verschieden (von zwei gegenüberliegenden Gipfeln gehen die Werte $Z \cdot \cos \phi_1$ mit positivem bzw. negativem

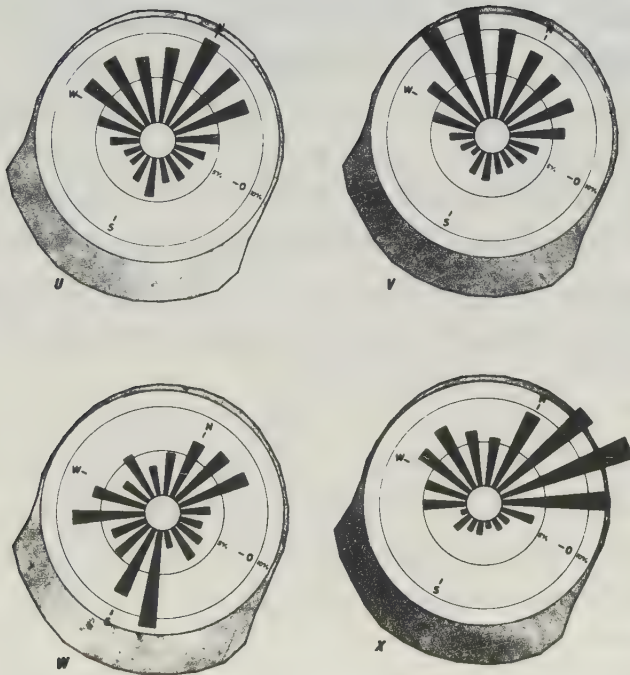


Abb. 25: Kreisverteilung der getesteten Litoral-
crustaceen am Standpunkt C in der Uferregion
des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.
U: MACROCYCLOPS ALBIDUS
V: EUCYCLOPS SERRULATUS
W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA
X: CHYDORUS SPHAERICUS

Vorzeichen in die Berechnung ein, d.h. $Z \cdot \cos \phi_1 = 0$; für einen Gipfel in Parallellage zum Ufer - $\phi = 90^\circ$ - geht $Z \cdot \cos \phi_1$ ebenfalls gegen Null). Somit gibt für dieses Verteilungsbild der a-Wert keine Auskunft.

Dasselbe gilt für die angewandeten statistischen Testverfahren (WATSON- und χ^2 -Anpassungstest), welche die Nullhypothese nicht ablehnen. Beide Verfahren sind für den vorliegenden Fall offensichtlich nicht geeignet. Das dreigipfelige Verteilungsbild wurde außerdem noch mit einem Test nach KUIPER geprüft (BATSCHELET, 1965; KUIPER, 1960). Dieses Verfahren lehnt die Nullhypothese, Gleichverteilung, ab.

4. CHYDORUS SPHAERICUS (Abb. 25 X) schwimmt in Richtung Seemitte ($a = +46,1$). Die gesamte pelagialwärts gelegene Hälfte des Kreisbeckens ist besetzt, während auf der Uferseite nur wenige Tiere gezählt werden können.

Die mehrgipfeligen Verteilungsbilder, vor allem die dreigipfelige Verteilung von GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA überraschen zunächst und es sollte daher geprüft werden, ob ein ähnliches Bild auch noch an anderen Standorten zu erwarten ist. Zur Klärung dieser Frage wurde eine zusätzliche Versuchsserie am Südufer des LUNZER UNTERSEES durchgeführt. Der Standort ist im Vergleich zu den bisher angegebenen weit in Richtung Westen

verschoben (in Abb. 10 mit G bezeichnet). Auch hier ergibt sich für *GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA* eine dreigipfelige Verteilungsform (Abb. 26 W). Der a-Wert (= +3,6) deutet zwar auf gleichmäßige Verteilung hin, jedoch lehnt das Testverfahren nach KUIPER diese ab ($p = 0,05$).

Faßt man die Untersuchungen an den Standorten B und C (und auch G) zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Das Verhalten der getesteten Litoralcrustaceen ist an verschiedenen Uferstandorten nicht gleich.
2. Besonders bemerkenswert ist, daß ein Teil der Litoralcrustaceen an einem der Standorte (C) Richtungen bevorzugt, die zum Pelagial weisen.

Vergleicht man die Versuchsergebnisse von den drei Standpunkten A, B und C, so folgt:

MACROCYCLOPS ALBIDUS bevorzugt an den Standorten A und B Wanderrichtungen, die im wesentlichen zum Ufer gerichtet sind. Am Standort C ist das Verhalten ähnlich wie bei einem Pelagialkrebs: Wanderrichtungen zum Pelagial dominieren.

EUCYCLOPS SERRULATUS zeigt an den Standorten A und B eine verhältnismäßig einheitliche Kreisverteilung.

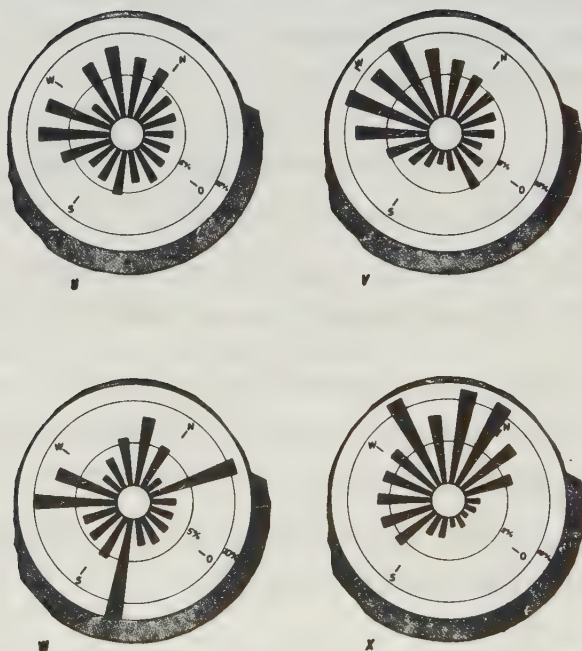


Abb. 26: Kreisverteilung der getesteten Litoral-
crustaceen am Standpunkt G in der Uferregion
des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.

U: MACROCYCLOPS ALBIDUS ($a = +16,1$)

V: EUCYCLOPS SERRULATUS ($a = +30,1$)

W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA ($a = +3,6$)

X: CHYDORUS SPHAERICUS ($a = +40,6$)

Tab. 6: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt G in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES. Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. - K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. - Die Versuchsserie besteht aus 3 Einzelversuchen.
U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS - W: GRAPTOLIBERIS TESTUDINARIA - X: CHYDORUS SPHAERICUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	148	130	104	166	186	139	83	93	121	82	92	73	68	69	79	101	123	138	1995
V	61	80	69	82	73	38	23	17	15	17	25	21	19	25	31	43	38	58	736
W	15	13	8	26	33	14	15	18	41	9	10	9	9	9	29	6	14	23	301
X	47	58	31	32	31	35	31	14	14	5	7	4	8	8	27	41	57	59	509

Während am Standort B eine nur geringe Bevorzugung der Pelagialrichtungen feststellbar ist, kommt dies am Standort C sehr deutlich zum Ausdruck.

GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA bevorzugt am Standort A Wanderrichtungen, die einerseits direkt zum Ufer, andererseits etwa parallel zum Ufer verlaufen. Der Anteil der Population, der sich in Richtung Pelagial bewegt, ist verhältnismäßig gering. Am Standort B wandert der überwiegende Teil der Tiere weiterhin zum Ufer. Das gilt auch noch am Standort C, obgleich sich die Gruppe von Tieren, die Pelagialrichtungen ansteuern, erheblich vergrößert hat.

CHYDORUS SPHAERICUS verhält sich am Standpunkt A im Prinzip wie GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA; am Standpunkt B ist die Richtungsverteilung gleichmäßiger geworden, d.h. der Anteil der Tiere, die in Richtung Pelagial wandern, hat sich erhöht. Die so aufgezeigte Tendenz hat sich am Standpunkt C klar durchgesetzt und zwar auf Kosten der Tiere, die zum Ufer wanderten; denn jetzt schwimmt die Mehrzahl der Tiere vom Ufer weg.

Litoralcrustaceen schwimmen im Uferbereich sowohl in Richtung des Ufersaumes als auch in Richtung der Freiwasserzone, ihre Verhaltensweisen sind also geradezu

einander entgegengesetzt. Bei Pelagialcrustaceen wurden bisher keine Bedingungen bekannt, unter welchen sie im Bereich der Uferzone sowohl Pelagial- als auch Litoralrichtungen ansteuerten.

Worauf sind die beobachteten Unterschiede im Verhalten ein und derselben Art an verschiedenen Standorten zurückzuführen?

Sieht man von Einzelheiten in der Topographie des Ufers ab, so unterscheiden sich die Standorte A, B und C wie schon auf Seite 26 erwähnt (vgl. Abb. 14) vor allem durch die Lage und Größe der Horizontüberhöhung d.h. durch die Lage und Größe des "Dunkelfeldes" innerhalb des doppelten Grenzwinkels. In der Reihenfolge A, B, C der Standorte wächst der mittlere Höhenwinkel der uferseitigen Horizontüberhöhung. Es entstand daher der Verdacht, daß zwischen der Größe der Horizontüberhöhung und dem Verhalten der Litoralcrustaceen ein Zusammenhang besteht.

4. Welchen Einfluß hat die Größe der Horizontüberhöhung auf das Verhalten der Litoralcrustaceen?

Im Westen des LUNZER OBERSEES ist die Horizontüberhöhung besonders groß, da ein Hochwald bis unmittelbar zum Ufersaum reicht. Bei den hier durchgeführten

Experimenten mit dem Kreisbecken ergab sich bei allen Litoral- und Pelagialcrustaceen stets ein gleichartiges Verhalten: Sie wanderten vom Ufer fort (Abb. 27 und 28).

Zu entsprechenden Ergebnissen führten Experimente, die am Standort D des LUNZER UNTERSEES vorgenommen worden waren. Auch hier ist die Horizontüberhöhung besonders hoch (Abb. 14 und 42) und für alle fünf Litoralvertreter gilt: Überwiegend Wanderung in Richtung Pelagial. Der Anteil der Tiere, die sich in Richtung auf das Ufer bewegen, ist relativ gering (Abb. 29 und 30).

Um eindeutig zeigen zu können, ob die Horizontüberhöhung die bevorzugte Wanderrichtung, sei es vom Ufer weg oder zum Ufer hin, beeinflußt, wurde in weiteren Experimenten eine "künstliche" Horizontüberhöhung verwendet. Mit Hilfe dieser "künstlichen" Horizontüberhöhung war es möglich, an Standorten mit niedriger natürlicher Horizontüberhöhung eine hohe Horizontüberhöhung aufzubauen. Das Verhalten der Litoralcrustaceen konnte somit am selben Ort bei verschiedenen Horizontüberhöhungen unter sonst völlig gleichen Bedingungen getestet werden.

Tab. 7: Zählergebnisse der Versuchsserie am LUNZER OBERSEE (Westufer).

Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer.

K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art.

Die Versuchsserie besteht aus 4 Einzelversuchen.

G: EUCYCLOPS SERRULATUS - H: SCAPHOLEBERIS MUCRONATA - I: PERACANTHA

TRUNCATA - K: CHYDORUS SPHAERICUS - L: POLYPHEMUS PEDICULUS -

M: ACROPERUS HARPAE.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
G	34	35	15	8	12	10	13	13	11	10	8	9	10	11	21	31	43	44	338
H	25	21	31	27	20	13	2	3	3	7	4	5	4	7	15	21	23	32	263
I	17	14	9	9	9	9	10	13	10	13	12	10	10	16	24	32	30	19	266
K	149	124	82	52	35	18	15	16	8	10	10	13	21	39	58	81	111	134	976
L	51	40	19	12	9	5	4	3	2	3	3	6	-	8	19	43	54	75	356
M	18	16	7	2	7	10	15	4	4	5	9	9	8	8	7	13	24	17	183

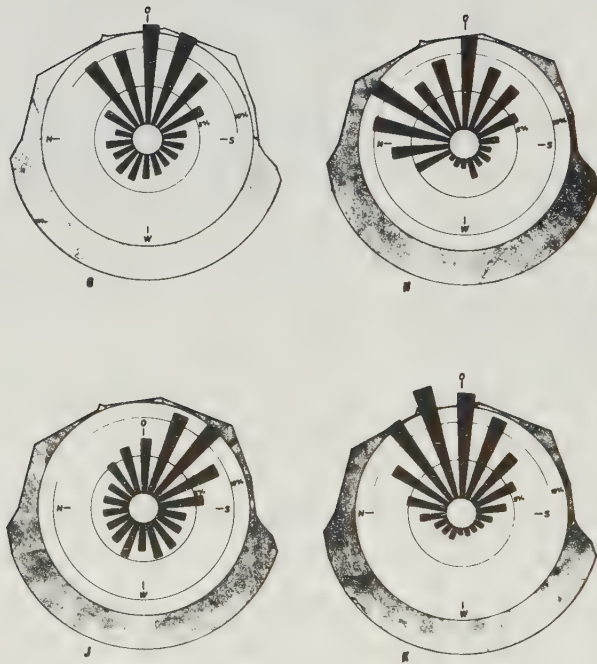


Abb. 27: Kreisverteilung der getesteten Litoralcrustaceen an einem Standpunkt am Westufer des LUNZER OBERSEES bei 10/10 Bewölkung.

- G: EUCYCLOPS SERRULATUS ($a = +36,8$)
H: SCAPHOLEBERIS MUCRONATA ($a = +36,8$)
J: PERACANTHA TRUNCATA ($a = +23,0$)
K: CHYDORUS SPHAERICUS ($a = +53,2$)

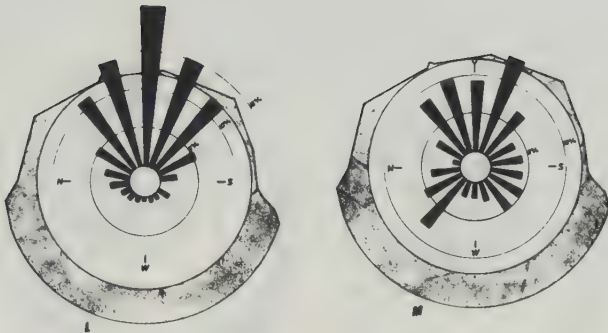


Abb. 28: Kreisverteilung der getesteten Litoralcrustaceen an einem Standpunkt am Westufer des LUNZER OBERSEES bei 10/10 Bewölkung.

L: POLYPHEMUS PEDICULUS ($a = +65,8$)

M: ACROPERUS HARPAE ($a = 24,2$).

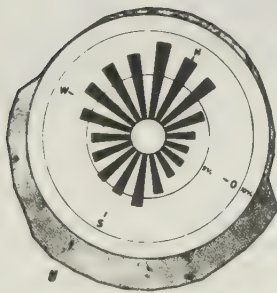


Abb. 29: Kreisverteilung des Litoralkrebses MACROCYCLOPS ALBIDUS am Standpunkt D in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung ($a = +13,2$).

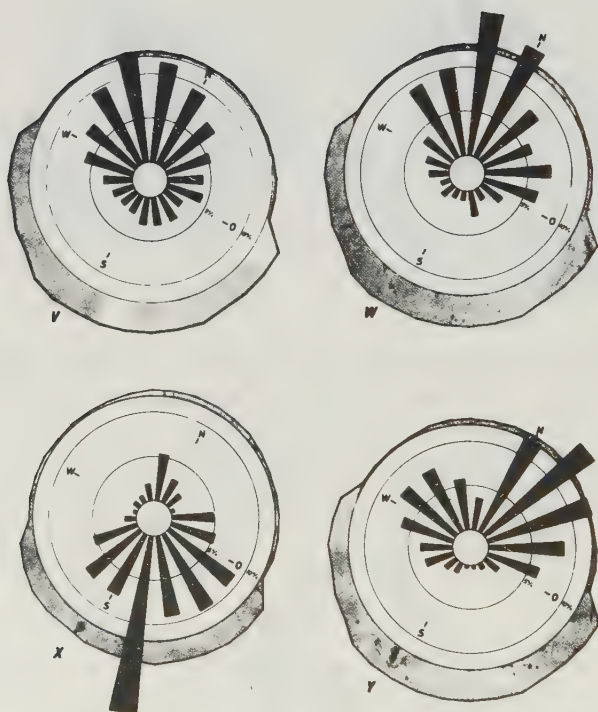


Abb. 30: Kreisverteilung der getesteten Litoralecrustaceen am Standpunkt D in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.

V: EUCYCLOPS SERRULATUS (a = +35,3)

W: ACROPERUS HARPAE (a = +49,4)

X: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA (a = +25,8)

Y: CHYDORUS SPHAERICUS (a = +44,5).

Tab. 8: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt D. Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. - K = Kammernummer
 ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. - Die Versuchsserie besteht aus 5 Einzelversuchen. U: MYCROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS - W: ACROPERUS HARPAE - X: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA - Y: CHYDORUS SPHAERICUS.

	K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	40	39		36	32	24	25	28	29	32	24	18	16	15	18	25	40	42	47	530
V	67	55		39	33	19	15	12	13	18	18	19	14	24	23	30	41	53	64	557
W	17	16		7	5	4	2	3	2	2	5	3	5	11	13	10	14	24	28	171
X	29	36		25	40	20	17	24	17	9	7	7	5	6	4	9	16	43	51	365
Y	14	19		19	15	9	8	4	3	1	1	2	5	15	21	30	37	29	9	241

Die "künstliche" Horizontüberhöhung bestand aus einem ca. 2 m hohen Drahtrahmen, der mit schwarzem Stoff bespannt war. Sie wurde auf der Litoralseite im Halbkreis um die Arena aufgestellt (Abstand vom Becken ca. 20 cm). Für die ganze litoralwärts gelegene Hälfte des Kreisbeckens betrug der Höhenwinkel der Horizontüberhöhung nun etwa 80° . Die auf diese Weise zustandekommene Erweiterung der Horizontüberhöhung ergibt sich aus Abb. 31.



Abb. 31: Darstellung der Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels am Standpunkt A.

A: Natürliche Horizontüberhöhung

[A]: Mit "künstlicher"Horizontüberhöhung.

Die Ergebnisse der ohne und mit "künstlicher" Horizontüberhöhung vorgenommenen Versuchsserien sind in den Abbildungen 32 und 33 dargestellt. Die obere Reihe zeigt jeweils die beobachteten Kreisverteilungen unter natürlichen Bedingungen; die untere Reihe zeigt den Effekt der "künstlichen" Horizontüberhöhung. Man erkennt deutlich, daß sich nun alle Litoralcrustaceen wie Pelagialcrustaceen verhalten, indem sie Richtungen bevorzugen, die vom Ufer wegführen.

Tab. 9: a-Werte bei niedriger (natürlicher) Horizontüberhöhung (nat.HÜ) und bei hoher ("künstlicher") Horizontüberhöhung ("kü" HÜ).

Tierart	a - W e r t	
	nat.HÜ	"kü" HÜ
MACROCYCLOPS ALBIDUS	- 20,2	+ 44,0
EUCYCLOPS SERRULATUS	- 5,0	+ 69,3
GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA	- 18,0	+ 34,8
CHYDORUS SPHAERICUS	- 22,6	+ 55,0

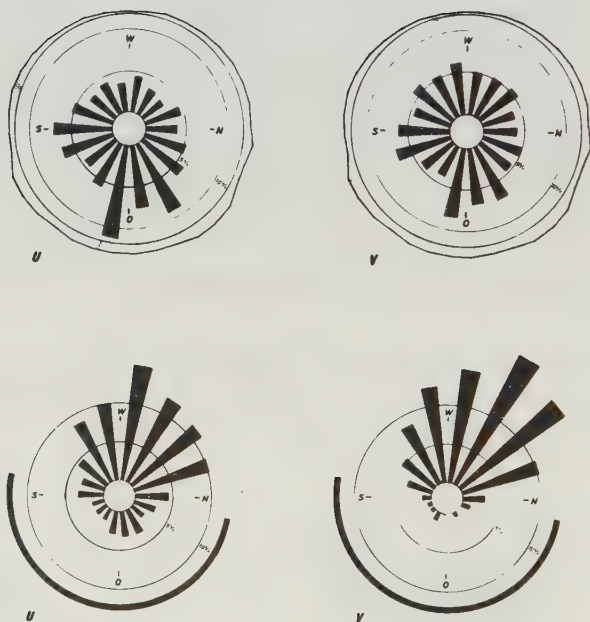


Abb. 32: Kreisverteilung der getesteten Litoralecrustaceen bei niedriger (natürlicher) (obere Reihe) und in Gegenwart einer hohen ("künstlichen") Horizontüberhöhung (untere Reihe) am Standpunkt A in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.

U: *MACROCYCLOPS ALBIDUS*

V: *EUCYCLOPS SERRULATUS*.

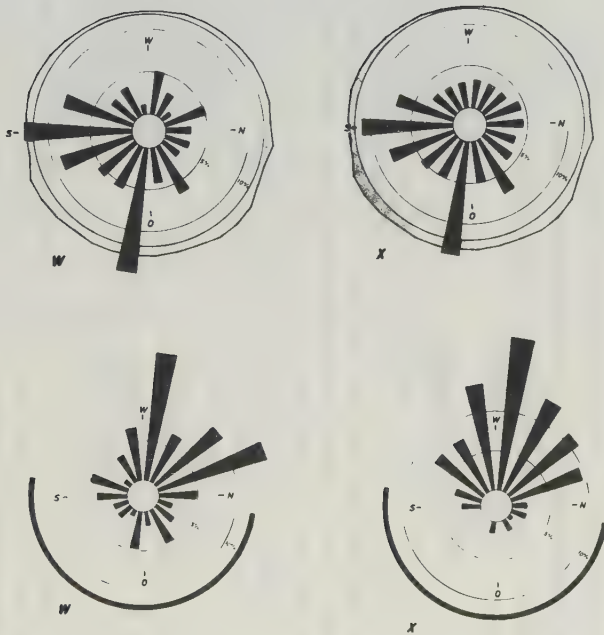


Abb. 33: Kreisverteilung der getesteten Litoralecrustaceen bei niedriger (natürlicher) (obere Reihe) und in Gegenwart einer hohen ("künstlichen") Horizontüberhöhung (untere Reihe) am Standpunkt A in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES bei 0/10 Bewölkung.

W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA
X: CHYDORUS SPHAERICUS.

Tab. 10: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standpunkt A mit (A) und ohne A "künstliche" Horizontüberhöhung. Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. K = Kammernummer. - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. Die Versuchsserie mit "künstlicher" Horizontüberhöhung besteht aus 4, die ohne "künstliche" Horizontüberhöhung aus 3 Einzelversuchen. - U: MACROCYCLOPS ALBIDUS - V: EUCYCLOPS SERRULATUS - W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA - X: CHYDORUS SPHAERICUS.

	K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	A	54	64	58	79	108	98	70	88	168	114	137	91	77	57	66	52	50	65	1496
	(A)	75	58	32	23	25	12	13	13	24	27	28	16	24	34	81	87	95	115	782
V	A	23	20	22	17	23	25	17	15	31	25	26	17	18	15	15	20	19	19	367
	(A)	22	15	9	6	2	1	-	2	-	-	1	-	2	5	18	29	33	26	171
W	A	3	9	8	20	30	21	13	13	35	10	15	6	7	7	12	3	7	12	231
	(A)	8	5	2	5	4	2	2	1	5	2	5	3	2	5	15	11	7	16	100
X	A	10	10	11	23	35	26	17	16	44	16	23	13	12	14	14	11	11	11	317
	(A)	27	15	15	7	4	-	-	-	3	-	3	1	4	4	19	22	26	39	189

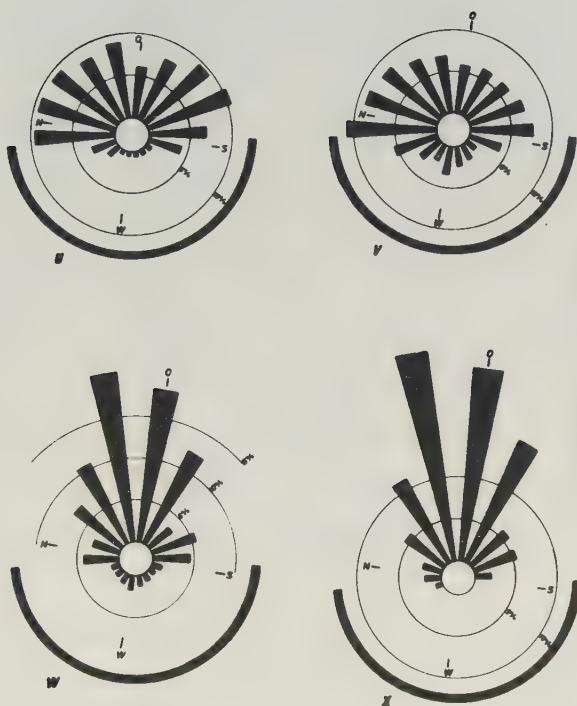


Abb. 34: Kreisverteilung der getesteten Litoralcrustaceen am Westufer des BANSEES in Gegenwart einer hohen ("künstlichen") Horizontüberhöhung bei 0/10 Bewölkung.

- U: CHYDORUS SPHAERICUS ($a = +41,6$)
 V: PERACANTHA TRUNCATA ($a = +23,4$)
 W: SCAPHOLEBERIS MUCRONATA ($a = +60,7$)
 X: POLYPHEMUS PEDICULUS ($a = +85,2$).

Tab. 11: Zählergebnisse der Versuchsserie am BANSEE (Westufer). Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer. - K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere einer Art. Die Versuchsserie besteht aus 5 Einzelversuchen. - U: CHYDORUS SPHAERICUS - V: PERACANTHA TRUNCATA - W: SCAPHOLEBERIS MUCRONATA - X: POLYPHEMUS PEDICULUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
U	94	86	97	98	99	31	17	6	7	8	8	9	42	71	107	99	80	63	1022
V	70	73	86	91	109	55	31	22	35	25	21	15	41	77	69	62	62	59	1003
W	77	40	27	13	16	4	4	5	7	5	4	3	5	17	21	13	46	69	376
X	62	28	14	6	5	2	-	-	-	-	-	-	-	5	13	14	39	57	245

Am BANSEE/Chiemgau wurden zur Sicherung dieser Ergebnisse mehrere Versuchsserien durchgeführt, die zeigen, daß auch andere Litoralcrustaceen so reagieren, wie die im LUNZER UNTERSEE getesteten Arten (Abb. 34).

Es zeigt sich somit, daß die Alternativwahl "Richtung zum Ufer" bzw. "Richtung vom Ufer" von der Größe der Horizontüberhöhung abhängt. Bei hoher Horizontüberhöhung - das ist gleichbedeutend mit einem relativ großen "Dunkelfeld" innerhalb des doppelten Grenzwinkels - werden Himmelsrichtungen gewählt, die vom Ufer weg-führen, bei niedriger Horizontüberhöhung sind es Himmelsrichtungen, die zum Ufer führen oder aber, es wird keine Himmelsrichtung besonders bevorzugt, so daß im Kreis-becken eine annähernd gleichförmige Verteilung zustande-kommt.

Die Position der Horizontüberhöhung bestimmt anscheinend die Himmelsrichtung der Wanderung. Das ergibt sich aus folgenden Experimenten: In zwei aufeinander-folgenden Versuchsserien wurde die Position der "künstlichen" Horizontüberhöhung um ca. 180° gedreht. In der ersten Versuchsserie erstreckt sich die Horizontüberhöhung von Nord-Nordwest über West bis Südost (Position E), in der zweiten Serie von Nord-Nordwest über Ost fast bis Süd (Position F) (Abb. 35). Das Verhalten der Litoralcrustaceen ist in den Abbildungen 37 bis 41 dargestellt; in den Tab. 12 bis 16 sind die

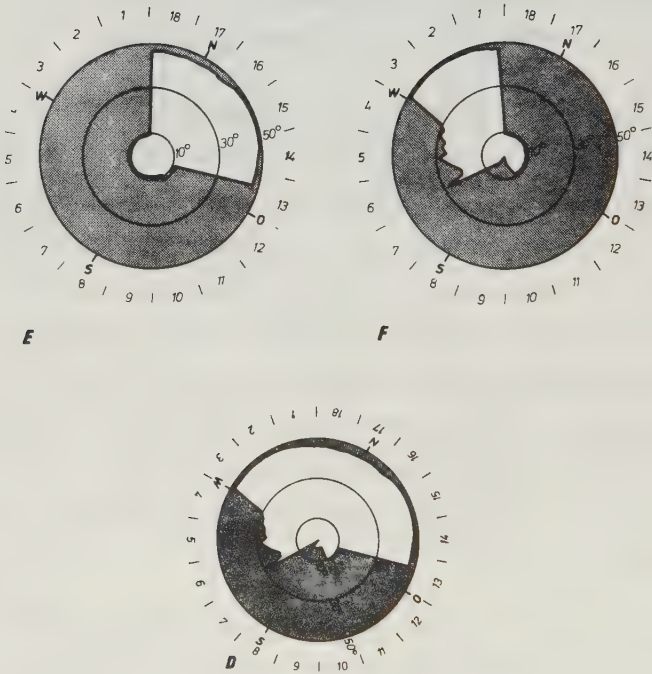


Abb. 35: Die Darstellung der Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels am Standpunkt D.
D: Natürliche Horizontüberhöhung
E und F: Natürliche Horizontüberhöhung + "künstliche" Horizontüberhöhung.

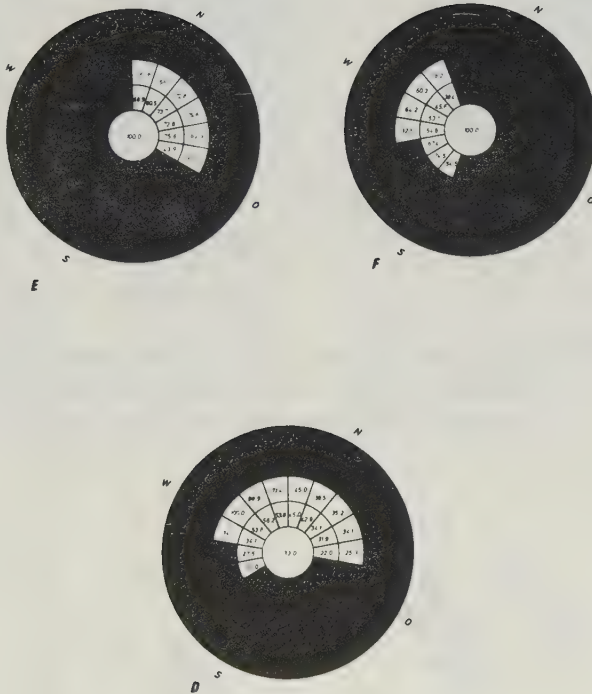


Abb. 36: Darstellung des Helligkeitsmusters nach Messungen der räumlichen Helligkeitsverteilung.- Der Effekt der natürlichen Horizontüberhöhung D auf das Helligkeitsmuster bzw. der "künstlichen" Horizontüberhöhung (E und F), vgl. Abb. 35. Die niedrigen Helligkeitswerte innerhalb der Kreisfläche zeigen die Wirkung der Horizontüberhöhung.-Alle Meßfelder mit Helligkeitswerten $< 20\%$ des maximalen Helligkeitswertes sind punktiert.



Abb. 37: Das Verhalten von MACROCYCLOPS ALBIDUS am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position.



Abb. 38: Das Verhalten von EUCYCLOPS SERRULATUS am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position.

Tab. 12: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position. - Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer für MACROCYCLOPS ALBIDUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
E	90	91	63	76	101	133	118	87	79	30	59	63	86	102	99	234	299	192	2002
F	61	167	150	94	64	42	43	31	23	18	18	19	26	18	24	20	21	40	879

Tab. 13: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position. - Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer für EUCYCLOPS SERRULATUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
E	45	6	4	5	14	15	9	16	9	7	19	40	70	86	194	434	441	182	1596
F	12	56	99	114	59	49	42	23	10	3	2	2	1	2	2	-	2	5	483



Abb. 39: Das Verhalten von *GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA* am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position.



Abb. 40: Das Verhalten von *CHYDORUS SPHAERICUS* am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position.

Tab. 14: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position - Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer für GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
E	7	9	9	12	7	15	16	11	12	11	8	13	23	16	28	42	44	15	298
F	11	15	23	26	25	20	14	8	6	1	2	1	2	2	7	5	5	9	182

Tab. 15: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position. - Eingetragen sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer für CHYDORUS SPHAERICUS.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	ΣZ_a
E	13	4	3	6	10	6	7	12	7	4	9	16	18	31	54	75	45	26	346
F	6	22	50	51	30	14	6	5	5	2	3	1	1	-	3	3	-	4	206

Tab. 16: Zählergebnisse der Versuchsserie am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position. - Eingetragene sind die mittleren Tierzahlen pro Kammer für ACROPERUS HARPAE.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Σz_a
E	17	22	17	20	37	147	149	110	61	23	70	74	115	178	371	666	310	82	2469
F	2	13	36	26	9	4	1	3	1	-	-	1	-	-	2	-	1	2	101



Abb. 41: Das Verhalten von ACROPERUS HARPAE am Standort D bei "künstlicher" Horizontüberhöhung in entgegengesetzter Position.



Abb. 42: Darstellung der Horizontüberhöhungen innerhalb des doppelten Grenzwinkels (Fischperspektive) für vier verschiedene Standpunkte in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES. Näheres s. Text (vgl. S. 28).

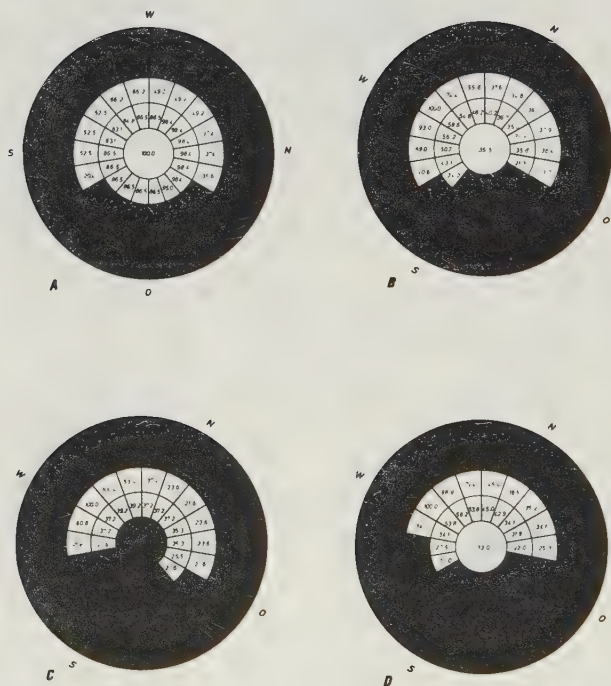


Abb. 43: Darstellung des Helligkeitsmusters nach Messungen der räumlichen Helligkeitsverteilung an vier verschiedenen Standpunkten in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES. Die niedrigen Helligkeitswerte innerhalb der Kreisfläche zeigen die Wirkung der Horizontüberhöhung. - Alle Meßfelder mit Helligkeitswerten $< 20\%$ des maximalen Helligkeitswertes sind punktiert.

mittleren Tierzahlen pro Kammer angegeben. (Die Versuchsserie E besteht aus 3, Serie F aus 5 Einzelversuchen).

Die Wanderrichtung der Tiere läßt sich durch wechselnde Positionen der "künstlichen" Horizontüberhöhung beliebig verändern. Die gewählten Wanderrichtungen führen bei der gebotenen Größe der Horizontüberhöhung stets von dieser weg. Sie liegen im großen und ganzen etwa im Bereich der Horizontalprojektion der Symmetrieebene der Horizontüberhöhung.

In den bisher geschilderten Versuchen nimmt der Anteil des "Dunkelfeldes" an den Standorten A, B, C und D immer mehr zu (vgl. Abb. 14 und 42). Bei den zuletzt besprochenen Experimenten ist das "Dunkelfeld" ganz besonders groß. Die unter all diesen verschiedenen Bedingungen erzielten Ergebnisse sind in Tab. 17 nach einem ganz groben Kriterium zusammengefaßt, indem aufgrund des a-Wertes lediglich zwischen den drei Kategorien: Wanderrichtung zum Ufer (U), Wanderrichtung vom Ufer (P) und Gleichverteilung (G) unterschieden wird. Die Tabelle zeigt auf einen Blick, daß mit zunehmender Größe der Horizontüberhöhung in steigendem Maße Richtungen gewählt werden, die vom Ufer wegführen.

Der geschilderte Sachverhalt soll im folgenden genauer erörtert werden. Zu diesem Zweck soll die Horizontüberhöhung durch ihren relativen Flächenanteil (vgl.

Tab. 17: Die Hauptwanderrichtungen der getesteten Litoralcrustaceen an verschiedenen Standpunkten in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES. - U: Wanderrichtung zum Ufer dominiert. - P: Wanderung zum Pelagial dominiert. - G: Keine eindeutige Bevorzugung einer bestimmten Wanderrichtung. - Von A nach "kü"HÜ [A] nimmt der Flächenanteil der Horizontüberhöhung zu.

Standort Crustaceenart	A			B			C			D			"kü" HÜ [A]		
MACROCYCLOPS ALBIDUS	U				U							P			P
EUCYCLOPS SERRULATUS		G				P						P			P
GRAPTOLEBERIS TESTUD.	U				U							P			P
CHYDORUS SPHAERICUS	U					G						P			P
ACROPERUS HARPAE												P			
PELAGIALCRUSTACEEN			P									P			

Abb. 13) innerhalb des doppelten Grenzwinkels (Gesamtfläche = 1) quantifiziert und das Verhalten der Crustaceen durch den auf Seite 37 erläuterten a-Wert beschrieben werden.

In Tab. 18 sind die Größen der verschiedenen Flächenanteile der Horizontüberhöhungen eingetragen.

Tab. 18: Anordnung der verschiedenen Standpunkte nach größer werdender Horizontüberhöhung.-(I + II) - Die Zahlenwerte entsprechen dem Flächenanteil von Himmel bzw. Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels (Gesamtfläche = 1).

I. Mit gegebener (natürlicher) Horizontüberhöhung.

Standort	Himmel	Horizont- überhöhung
A	0,76	0,24
B	0,62	0,38
C	0,56	0,44
G	0,54	0,46
D	0,46	0,54
OBERSEE	0,27	0,73

II. Mit "künstlicher" Horizontüberhöhung.

Standort	Himmel	Horizont- überhöhung
[A]	0,38	0,62
E	0,26	0,74
F	0,26	0,74

Der Zusammenhang zwischen dem a-Wert und dem relativen Flächenanteil der Horizontüberhöhung ist in den Abbildungen 44 und 45 dargestellt. Für die getesteten Litoralcrustaceen gilt im Prinzip folgendes:

Bei relativ kleinen Flächenanteilen der Horizontüberhöhung ergeben sich negative a-Werte. Erreicht der Flächenanteil der Horizontüberhöhung einen Wert um etwa 0,35, so strebt a gegen Null: Bevorzugte Wanderrichtungen gibt es in diesem Fall nicht, während bei Horizontüberhöhungen $> 0,4$ in zunehmendem Maße Richtungen gewählt werden, die zum Pelagial weisen.

Daß zwischen den beiden Größen a und dem Flächenanteil der Horizontüberhöhung ein Zusammenhang besteht,

ergibt sich aus der Berechnung der Assoziationskoeffizienten $Q^{*})$, die mit Hilfe von 2 x 2-Kontingenztafeln nach der Formel von YULE (ISTAP, 1973) berechnet wurden. Für die Assoziationskoeffizienten Q ergeben sich folgende Werte:

MACROCYCLOPS ALBIDUS $Q = 0,45$

EUCYCLOPS SERRULATUS $Q = 0,93$

GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA $Q = 0,84$

CHYDORUS SPHAERICUS $Q = 0,94$

maximaler Assoziationskoeffizient $Q_{\max} = 1.$

Bei Pelagialcrustaceen wurden in allen Experimenten unabhängig von der gebotenen Größe der Horizontüberhöhung immer hohe α -Werte (um +70) gefunden. Es ist daher in diesem Bereich nicht möglich, Assoziationskoeffizienten zu berechnen.

Die bisher geschilderten Versuche zeigen, daß die Verhaltensweisen von Litoral- und Pelagialcrustaceen einerseits genau entgegengesetzt, andererseits übereinstimmend sein können. Es war zu erwarten, daß innerhalb der Litoralzone Litoral- und Pelagialkrebse

*) Korrelationskoeffizienten können nicht ohne weiteres berechnet werden, da die Größen "Horizontüberhöhung" und " α -Wert" nicht normalverteilt sind. In diesem Fall ist der Assoziationskoeffizient der einzige Wert, der Aufschluß geben kann über den Zusammenhang zwischen der Größe der Horizontüberhöhung und der Tierverteilung.

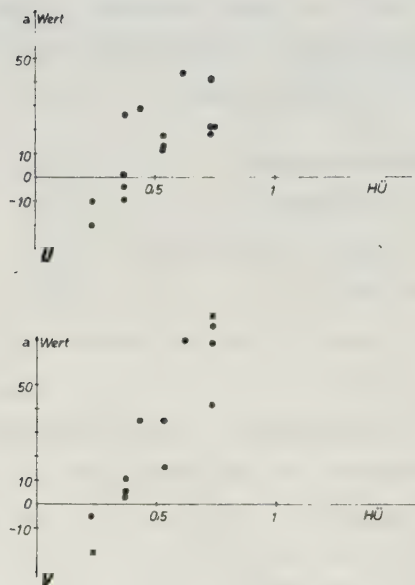


Abb. 44: Darstellung des Zusammenhanges zwischen der Größe der Horizontüberhöhung (HÜ) (vgl. S. 91) und dem a-Wert.
 U: MACROCYCLOPS ALBIDUS
 V: EUCYCLOPS SERRULATUS
 HÜ: Relativer Flächenanteil der Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels.
 Jeder Punkt entspricht einer Versuchsserie.

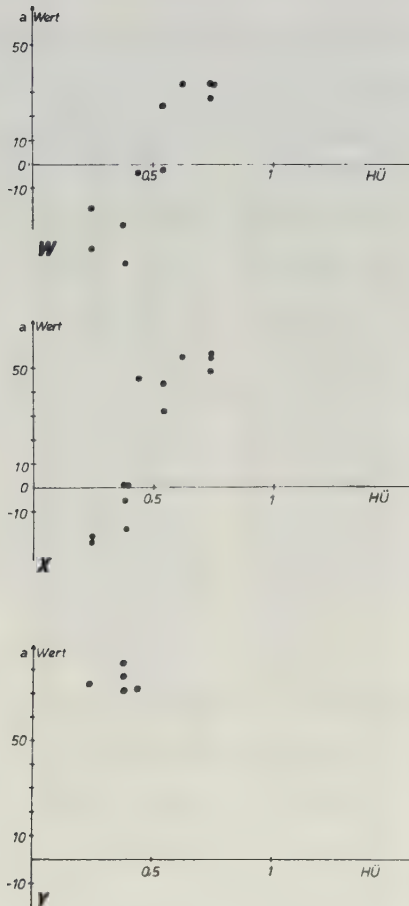


Abb. 45: Darstellung des Zusammenhanges zwischen der Größe der Horizontüberhöhung (HÜ) (vgl. S.91) und dem a-Wert.

W: GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA

X: CHYDORUS SPHAERICUS

Y: Pelagialvertreter.

Jeder Punkt entspricht einer Versuchsserie.

Tab. 19: Berechnung des a-Wertes am Beispiel von CHYDORUS SPHAERICUS. -

K = Kammernummer - ΣZ_a = Summe aller gewanderten Tiere -
 Z_r = relative Tierzahl pro Kammer - Z_a = Tierzahl pro Kammer -
 ϕ = Winkel zwischen einem durch die jeweilige Kammermitte ver-
laufenden Radius und einem willkürlich als Null-Linie festge-
legten Bezugsradius (vgl. Abb. 19 P) - A = Testgröße von WATSON -
 P_w = Irrtumswahrscheinlichkeit nach WATSON-Test errechnet -
 $P\chi^2$ = Irrtumswahrscheinlichkeit, nach χ^2 -Test errechnet.

K	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Z_a	10	10	11	23	35	26	17	16	44	16	23	13	12	14	14	11	11	11
ΣZ_a	317																	
Z_r	3.15	3.15	3.47	7.25	11.04	8.20	5.36	5.04	13.88	5.04	7.25	4.10	3.78	4.41	4.41	3.47	3.47	3.47
ϕ	30	50	70	90	110	130	150	170	190	210	230	250	270	290	310	330	350	10
$\cos \phi Z_{r_i}$	3.742	0.2	1.18	0	-3.77	-527	-4.64	-4.96	-13.66	-4.36	-4.66	-1.40	0	1.50	2.83	0.00	3.41	3.41
a	- 22,65																	
A	0.3833939 ⁻¹																	
P_w	0.7691213 ⁻⁸																	
χ^2	85.3081																	
$P\chi^2$	0.198483 ⁻⁴																	

unterschiedlich reagieren. Daß jedoch Vertreter des Litoralplanktons ebenso wie die Plankter aus dem Pelagial in Richtung Freiwasserzone wandern, war überraschend. Nun ist nicht damit zu rechnen, daß eine derartige Wanderung tatsächlich bis zum Pelagial fortgesetzt wird. Andernfalls käme eine Ansammlung von Litoralcrustaceen im Pelagial zustande, was nie der Fall ist. Es ist aber zu bedenken, daß die Horizontüberhöhung mit zunehmender Uferentfernung niedriger wird. Ihr Einfluß auf das Helligkeitsmuster wird somit geringer. Da die Litoralcrustaceen nur bei einer großen Horizontüberhöhung (relativer Flächenanteil $\geq 0,4$) vom Ufer fortwandern, die erforderliche Größe auf dem Weg in Richtung Pelagial jedoch unterschritten wird, ist das Ausmaß dieses Wegwanderns beschränkt. Auf der pelagialwärts gerichteten Schwimmbahn müßte mit abnehmender Horizontüberhöhung ab einer bestimmten Größe eine Änderung im Verhalten erfolgen.

Im Kreisbecken wird den Tieren eine Wanderstrecke von nur 30 cm geboten. Innerhalb dieses Bereiches ändert sich der Einfluß der Horizontüberhöhung kaum. Die vermutete Änderung im Verhalten ist daher innerhalb dieser Versuchsanlage an ein und demselben Standort mit Sicherheit nicht zu beobachten.

Es wäre denkbar, weitere Experimente mit Hilfe des

Kreisbeckens durchzuführen und zwar in zunehmender Uferentfernung längs einer Linie, die der bevorzugten Wanderrichtung entspricht. Derartige Versuche waren leider nicht möglich, weil die Wassertiefe sehr schnell zunahm und die Aufstellung des Gerätes mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden bzw. eine schaukelfreie Aufstellung nicht mehr gewährleistet war. Es bot sich jedoch die Möglichkeit an, weitere Experimente mit der schon beschriebenen gekammerten Röhre durchzuführen. Sie wurde am Standort S in ca. 8 m Uferentfernung so aufgestellt, daß ihre Längsachse in Richtung der bevorzugten Wanderichtung zeigte.

Aus der Reihe der durchgeführten Experimente seien drei Versuchsserien herausgestellt. In der ersten Versuchsserie werden die Crustaceen in die vorletzte Kammer (Kammer 2) auf der zum Ufer gerichteten Seite eingesetzt; in der zweiten Versuchsserie in der Mitte der Röhre (Kammer 7) und in der dritten Versuchsserie in die vorletzte Kammer (Kammer 11) auf der zum Pelagial gerichteten Seite der Röhre.

Um die Versuchsergebnisse vergleichen zu können, wurde in diesem Fall der Schwerpunkt der Individuen einer Art nach folgender Formel berechnet:

$$SS = \frac{\sum_{i=1}^{i=12} Z_i \cdot i}{\sum_{i=1}^{i=12} Z_i}$$

wobei Z_i = Anzahl der Tiere in der Kammer i ,
 i = Kammernummer.

Anschließend wird die Abweichung des Schwerpunktes von der Ausgangsposition (= "Einsetzkammer") bestimmt. Analog zum a -Wert der Kreisbeckenexperimente gilt dabei: Positives Vorzeichen, wenn der Schwerpunkt in Richtung Pelagial verschoben ist; negatives Vorzeichen, wenn Schwerpunktsverlagerung in Richtung Litoral erfolgte.

Die getesteten Litoralcrustaceen zeigen in den verschiedenen Versuchsserien unterschiedliches Verhalten (Abb. 47):

MACROCYCLOPS ALBIDUS	Einsetzkammer 2:a = +1,2
	Einsetzkammer 7:a = +0,3
	Einsetzkammer 11:a = -2,8
EUCYCLOPS SERRULATUS	Einsetzkammer 2:a = +2,5
	Einsetzkammer 7:a = -0,7
	Einsetzkammer 11:a = -4,8

Bei beiden Copepodenarten verlagert sich der Schwer-

punkt der Tierverteilung deutlich in Richtung Pelagial, wenn die Tiere an der Uferseite der Röhre eingesetzt werden. Wird der Ort des Wanderbeginns zur Röhrenmitte verlegt, so ist bei *EUCYCLOPS SERRULATUS* bereits Rückwanderung zum Ufer zu erkennen, während *MACROCYCLOPS ALBIDUS* noch geringfügig die Pelagialrichtung vorzieht. In der dritten Versuchsserie kommt dann deutlich zum Ausdruck, daß bei den getesteten Litoraltieren die Richtung zum Ufer dominiert.

Zusammenfassend ergibt sich somit folgendes:

Im Gegensatz zu den Pelagialcrustaceen, die auch in Gegenwart einer sehr niedrigen Horizontüberhöhung die Uferregion verlassen und in Richtung Pelagial schwimmen, hängt das Verhalten der getesteten Litoralcrustaceen in erster Annäherung vom Anteil der Fläche der Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels ab. Unter den gegebenen Verhältnissen verhalten sich die Litoralcrustaceen bei einem relativen Flächenanteil von $> 0,4$ wie Pelagialcrustaceen, bei Werten um $0,35$ beobachtet man keine bevorzugte Wanderrichtung und bei einem relativen Flächenanteil von etwa $< 0,3$ eine Wanderung in Richtung zum Ufer. Diese Werte ergeben sich aus den Befunden, die in Abb. 44 und 45 zusammengestellt sind.

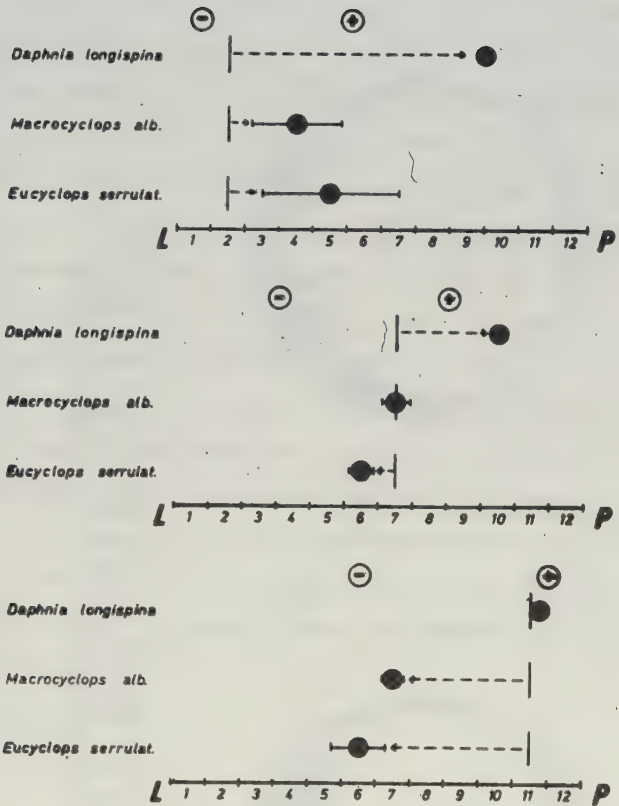


Abb. 47: Die mittlere Lage des Schwerpunktes der Tierverteilung in der Röhre. - Die senkrechten Striche über der Einsetzkammer (Oben: 2, Mitte: 7, Unten: 11) markieren den Startpunkt, der Pfeil die Lageverschiebung des Schwerpunktes der vor dem Start in der Einsetzkammer liegt. Der Streubereich ist durch ---| markiert. - L: Litoralseite - P: Pelagialseite.

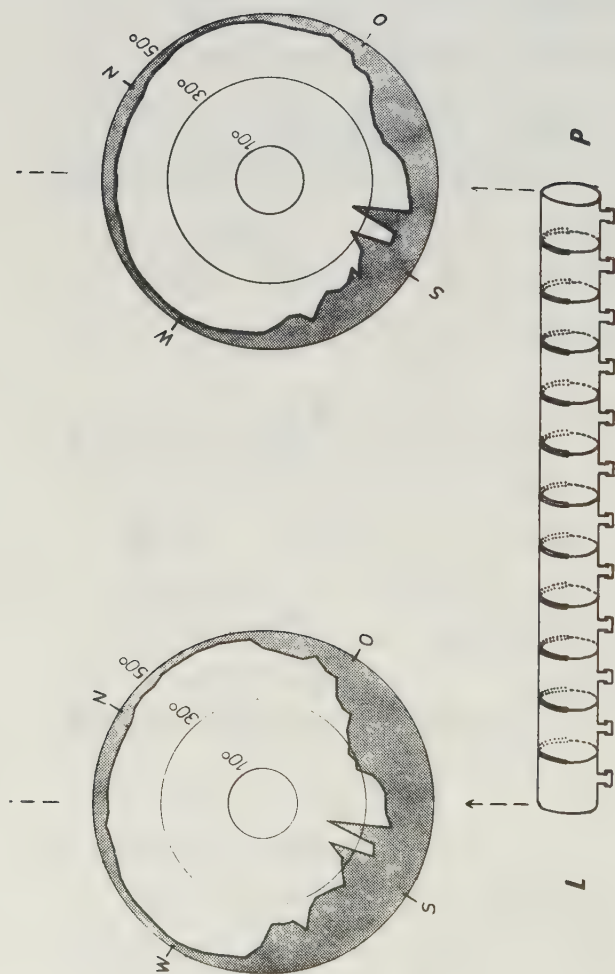


Abb. 48: Darstellung der Horizontüberhöhung innerhalb des doppelten Grenzwinkels am Standort S in der Uferregion des LUNZER UNTERSEES. - Der relative Flächenanteil der Horizontüberhöhung beträgt auf der Litoralseite der Röhre O,32 - in der Röhrenmitte (Kammer 7) O,29 - auf der pelagialen Seite der Röhre O,25. L: Litoralseite - P: Pelagialseite. - Durch die gestrichelten Linien wird die Lage der gekammerten Röhre angegeben.

Sie gelten für die Standorte am LUNZER UNTERSEE-Ufer. Eine Verallgemeinerung ist aber nicht zulässig. Experimente am BANSEE zeigen, daß beispielsweise PERACANTHA TRUNCATA bei einem relativen Flächenanteil von ca. 0,5 weiterhin Wanderrichtungen zum Ufer bevorzugt. Dieser hier nur angedeutete Unterschied könnte auf prinzipiell verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Es ist z.B. denkbar, daß der Helligkeitsunterschied zwischen Horizontüberhöhung und Himmel von Bedeutung ist, und zwar derart, daß eine aufgehellte Horizontüberhöhung weniger wirksam ist als eine sehr dunkle, flächengleiche Horizontüberhöhung. Vielleicht ist auch die Form der Horizontüberhöhung bei gleichgroßer Fläche nicht unbedeutend und schließlich könnten sich die Litoralbewohner in Abhängigkeit von ihrem bisherigen Wohnort verschieden verhalten.

IV. DISKUSSION

Litoralcrustaceen verhalten sich nach den geschilderten Befunden unter bestimmten Bedingungen wie Pelagialcrustaceen: Sie wandern in Richtung Pelagial. Was aufgrund der natürlichen räumlichen Verteilung zu erwarten war, bestätigte sich im Experiment: Die Wanderung in Richtung Pelagial ist sehr begrenzt. Sie kommt zum Stillstand, bevor die Tiere einen wesentlichen Abstand vom Ufersaum erreicht haben. Der Auslöser der beobachteten Wanderung ist ein "Dunkelfeld" innerhalb des doppelten Grenzwinkels, das im Falle der gewählten Versuchsstandorte ausschließlich durch die uferseitige Horizontüberhöhung zustande kommt. Das "Dunkelfeld" muß jedoch, um in dieser Weise wirksam zu sein, eine Mindestgröße überschreiten: Innerhalb der Kreisscheibe an der Wasseroberfläche, die durch den doppelten Grenzwinkel definiert ist, muß es den Flächenanteil von etwa 0,4 überschreiten. Schon bei einem Dunkelfeldanteil von ca. 0,35 beobachtet man, daß die Tiere keine bestimmte Wanderrichtung bevorzugen. Unter diesen Bedingungen nähert sich die Kreisverteilung einer gleichförmigen Verteilung. Der Horizontüberhöhungswert $> 0,4$ wird im Freiland in der Regel nur dann erreicht, wenn die Horizontüberhöhung

durch einen hohen Waldbestand gebildet wird, der unmittelbar am Ufer beginnt oder durch die entsprechende Lage einer Felswand. Im LUNZER UNTERSEE ist es der überwiegend aus hohen Fichten bestehende Hochwald. Der Horizontüberhöhungswert von ca. 0,4 wird in diesem Fall bereits bei einem Uferabstand von zwei bis drei Metern gemessen. Leider läßt sich nicht feststellen, ob das von mir im Experiment beobachtete Verhalten für die Horizontalverteilung der Litoralcrustaceen in Richtung Pelagial von Bedeutung ist. In Gegenwart einer derart hohen (und dunklen) Horizontüberhöhung fehlt die submerse Vegetation und somit fehlen auch die Litoralcrustaceen.

In den Litoralzonen des LUNZER UNTERSEES, die sich durch eine reichhaltige submerse Flora auszeichnen, liegen die Horizontüberhöhungswerte etwa bei 0,3 und darunter. Die in entsprechenden Experimenten gefundene Gleichverteilung erklärt selbstverständlich keinesfalls das reichliche Vorkommen der Litoralcrustaceen in dieser Zone.

Die beiden Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß es ausgeschlossen ist, aus den geschilderten Befunden Rückschlüsse auf die horizontale Verteilung der Litoralcrustaceen zu ziehen. In diesem Zusammenhang sei betont, daß die gebotenen Versuchsbedingungen streng genommen

nicht der normalen Umweltsituation der Litoralcrustaceen entsprechen. Wie schon mehrfach erwähnt, bevorzugen diese Tiere die submersen Pflanzenbestände. In diesen wird das Muster der räumlichen Helligkeitsverteilung innerhalb (und außerhalb) des Grenzwinkelbereiches vor allem durch das Gewirr der Wasserpflanzen bestimmt. Es ist sicher, daß das Helligkeitsmuster wesentlich komplexer ist, als im Freiwasserbereich und es ist denkbar, daß in seiner Gegenwart andere Verhaltensweisen induziert werden.

In einer speziellen Hinsicht könnte das geschilderte Verhalten der Litoralcrustaceen von Bedeutung sein, und zwar für die Bindung der Litoralcrustaceen an die Wasserpflanzenbestände. Betrachtet man einen Litoralkrebs in der Nähe der Grenze zur Freiwasserzone, so wird innerhalb des doppelten Grenzwinkels ein mehr oder weniger großer Teil von Pflanzenteilen, die sich oberhalb des Tieres befinden, abgedeckt. Diese Teile bilden ein "Dunkelfeld", dessen Größe mit zunehmendem Abstand rasch abnimmt. Aufgrund der geschilderten Ergebnisse könnte man sich vorstellen, daß von einer "kritischen Größe" an eine Wanderung in Richtung des "Dunkelfeldes" erfolgt und auf diese Weise eine weitere Wanderung in Richtung Pelagial verhindert wird. Das wäre ein biologisch sinnvoller, d.h. auf das Überleben ausgerichteter "Mechanismus". Was geschieht jedoch,

wenn ein Litoralkrebs in Richtung des Wasserpflanzenbestandes schwimmt und auf diesem Wege unter ein Blatt gerät? Auf jeden Fall bedeutet dieser Kurs eine rasche Zunahme der "Dunkelfeldgröße" innerhalb des doppelten Grenzwinkels. Geht man von den geschilderten Versuchsergebnissen aus, so müßte man - streng genommen - erwarten, daß die Wanderung noch vor der "Blatthaube" gestoppt wird. Das ist jedoch unwahrscheinlich. Eine andere Situation liegt vor, wenn das Tier sich nicht in unmittelbarer Nähe und unterhalb eines Blattes bewegt, sondern in größerem Abstand von ihm und der darüber befindlichen Wasseroberfläche. Annäherung an den Wasserpflanzenbestand bedeutet hier nicht Zunahme eines mehr oder weniger homogenen "Dunkelfeldes", wie es bei Annäherung an die Horizontüberhöhung des Ufers oder an ein knapp oberhalb des Tieres befindliches Blatt der Fall ist. Stattdessen entsteht ein komplexes Helligkeitsmuster, das nach den gewählten Kriterien unter Umständen mehrere "Dunkelfelder" enthält. Wie sich die Tiere in diesem Fall verhalten, läßt sich nicht ohne weiteres beurteilen. Es ist jedoch anzunehmen, daß unter diesen Umständen andere Verhaltensweisen zum Zuge kommen als die beobachteten. Schließlich ist denkbar, daß das Helligkeitsmuster von feststehenden Tieren in anderer Weise bewertet wird als von freischwimmenden außerhalb des Wasserpflanzenbestandes.

Meine Versuche, die Analyse in dieser Richtung voranzutreiben schlugen leider fehl und zwar in erster Linie an dem Umstand, daß die Tiere für eine direkte Beobachtung zu klein sind. Es besteht wohl kein Zweifel, daß das von mir beschriebene Verhalten nur einen kleinen Teil des außerordentlich komplexen Orientierungsverhaltens litoraler Crustaceen darstellt. Deutliche Hinweise auf weitere Orientierungsfähigkeiten ergeben sich insbesondere aus den Verteilungsbildern, die eine klare Bevorzugung zweier im Winkel von 90° zueinander liegender Wanderrichtungen zeigen. Für diesen Sachverhalt und für die beobachtete Vorzugsrichtung parallel zur Uferlinie gibt es vorerst keine Erklärungsmöglichkeit. Aus grundsätzlichen Erwägungen heraus kann eine Orientierung nach dem polarisierten Licht in Betracht gezogen werden (BAYLOR, 1953; UMMINGER, 1968). Zur Klärung dieser Frage wurden jedoch keine Versuche durchgeführt.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wird über experimentelle Untersuchungen an Litoralcrustaceen berichtet. Die Tiere wurden in besonderen Versuchsanlagen im Uferbereich ausgesetzt und in ihren Verhaltensweisen analysiert.
2. Es wurden zwei verschiedene Versuchsanlagen verwendet: Eine gekammerte Plexiglasröhre und ein gekammertes Plexiglasrundbecken. Beide Anlagen wurden beschrieben.
3. Wegen der geringen Größe der getesteten Tiere war eine unmittelbare Beobachtung nicht möglich. Alle Angaben über ihr Verhalten sind Schlußfolgerungen aus Änderungen in der räumlichen Verteilung innerhalb der genannten Versuchsanlagen.
4. Die Experimente wurden ausschließlich im Litoralbereich verschiedener Seen (LUNZER UNTERSEE, BANSEE/Chiemgau) durchgeführt. Folgende Litoralcrustaceen wurden getestet:
MACROCYCLOPS ALBIDUS JURINE, EUCYCLOPS SERRULATUS FISCHER, CHYDORUS SPHAERICUS O.F. MÜLLER, ACROPERUS HARPAE BAIRD, GRAPTOLEBERIS TESTUDINARIA FISCHER.
Zu Vergleichszwecken wurden gelegentlich auch die

Pelagialvertreter EUDIAPTOMUS GRACILIS G.O. SARS, CYCLOPS TATRICUS KOZMINSKI und DAPHNIA LONGISPINA O.F. MÜLLER berücksichtigt.

5. Die Untersuchungen wurden an mehreren Standorten im Litoralbereich der genannten Seen (vgl. 4) durchgeführt. Die ausgewählten Standorte unterscheiden sich vor allem hinsichtlich der Größe und Ausdehnung der gegebenen, natürlichen Horizontüberhöhung. In mehreren Versuchsserien wurde die natürliche Horizontüberhöhung durch Aufbau einer "künstlichen" Horizontüberhöhung erweitert.
6. Im Bereich der Litoralzone besteht ein experimentell nachweisbarer Unterschied im Verhalten von Litoral- und Pelagialcrustaceen: Pelagialcrustaceen wandern stets aus der Uferzone weg. Die getesteten Litoralcrustaceen reagieren in der Regel verschiedenartig: Unimodale, bimodale und uniforme Kreisverteilungen wurden beobachtet.
7. Als Vergleichsbasis für die unter verschiedenen Bedingungen beobachteten Verlagerungen der Population wurde eine Testgröße (a) eingeführt (vgl. S. 37).
8. Aus den im einzelnen geschilderten Ergebnissen wird ein Zusammenhang zwischen der Testgröße a und dem Flächenanteil der Horizontüberhöhung innerhalb des

doppelten Grenzwinkels (= Horizontüberhöhungswert) abgeleitet. Es gilt: Horizontüberhöhung $< 0,3$ - Wanderrichtungen zum Ufer dominieren; Horizontüberhöhung $> 0,4$ - Wanderrichtungen zum Pelagial werden bevorzugt.

VI. LITERATUR

1. AJNE, B. (1968):
A simple test for uniformity of a circular
distribution.
Biometrika, 55, 2:343
2. BATSCHELET, E. (1965):
Statistical methods for the analysis of
problems in animal orientation and certain
biological rhythms.
American Inst. biol.Sc.
3. BATSCHELET, E. (1972):
Recent statistical methods for orientation data.
from: Animal orientation and navigation.
NASA-SP-262, Washington, D.C.
4. BAYLOR, E.R. and F.E. SMITH (1953):
The orientation of cladocera to polarized
light.
Amer.Natural., 87:97
5. BREHM, V. (1907):
Die biol. Süßwasserstation zu Lunz-Seehof, NÖ.
Arch. Hydrobiol., Bd. II, p. 465-499
6. HERBST, H.V. (1962):
Blattfusskrebse
Kosmos/Franckh, Stuttgart
7. HUTCHINSON, E. (1967):
A Treatise on Limnology.
Vol. II, Wiley and Sons Inc., New York
8. ISTAP (1973):
Beschreibung und Benutzeranleitung der
interaktiven Statistikprogramme
GSF-Bericht MD 20
9. KIEFER, F. (1960):
Ruderfusskrebse.
Kosmos/Franckh, Stuttgart
10. KUIPER, N.H. (1960):
Tests concerning random points on a circle.
Neederl.Acad.Wetensch.Proc.Ser.A, 63: 38-47

11. PREISSLER, K. (1974):
Vergleichend ökologisch-physiologische Untersuchungen an Pelagial- und Litoralrotatorien unter Berücksichtigung der räumlichen Helligkeitsverteilung.
Inaugural-Dissertation, München, unpubliziert
12. RAO, B.S. (1972):
Bahadur Efficiencies of some tests for Uniformity in the circle.
Annals Mathemat. Statistics, 43,2
13. SAMPL, J. (1967):
Vergleichende limnologische Untersuchungen an zwei benachbarten Ostalpenseen, dem Erlaufsee und dem Lunzer Untersee.
Arch.Hydrobiol., 63,4 : 533-556
14. SIEBECK, O. (1960):
Die Bedeutung von Alter und Geschlecht für die Horizontalverteilung planktischer Crustaceen im Lunzer Obersee.
Int.Rev.Ges.Hydrobiol. 45, 1: 125-131
15. SIEBECK, O. (1968):
Uferflucht und optische Orientierung pelagischer Crustaceen.
Arch.Hydrobiol./Suppl. XXXV, 1: 1-118
16. STREBLE, H. und KRAUTER, D. (1973):
Das Leben im Wassertropfen.
Kosmos/Franckh, Stuttgart
17. UMMINGER, B.L. (1968):
Polarotaxis in Copepods I.
Biol. Bull. 135,1: 239-251
18. UMMINGER, B.L. (1968):
Polarotaxis in Copepods II.
Biol. Bull. 135,1: 252-261
19. WATSON, G.S. (1967):
Another test for the uniformity of a circular distribution.
Biometrika, 54
20. WESENBERG-LUND, C. (1939):
Die Biologie der Süßwassertiere.
J. Springer, Wien
21. WOLTERECK, R. (1906):
Mitteilungen aus der biologischen Station Lunz (Nö).
Biol.Zbl., Bd. 26, p.463-480

LEBENS LAUF

Name: Gertraud Link
geb.: 7.12.1946 in Amorbach
Eltern: August Link, Bäckermeister
Aenni Link
Herbst 1953 - 1957: Volksschule in Amorbach
1957 - 1963: Karl-Ernst-Gymnasium Amorbach
1963 - 1966: Johannes-Butzbach-Gymnasium
Miltenberg
1966: Reifeprüfung
Herbst 1966 -
Sommer 1971: Studium der Fächer Biologie und
Chemie an der TU München und als
Gasthörer in an der Universität
München
Frühjahr 1971: Wissenschaftliche Prüfung für das
Lehramt an den Gymnasien in den
Fächern Biologie und Chemie.
1969 - 1971: Tätigkeit als wissenschaftl. Hilfs-
assistentin am Zoologischen Institut
der Universität München
Seit 1971: Dissertation unter Leitung von Herrn
Prof.Dr. Otto Siebeck
Herbst 1973 -
Februar 1974: 1. Abschnitt der Referendarausbildung
am Josef-Hofmiller-Gymnasium Freising.
Februar 1974 - 1975: 2. Abschnitt der Referendarausbildung
am Maximilians-Gymnasium in München.
Seit Februar 1975 3. Abschnitt der Referendarausbildung
am Josef-Hofmiller-Gymnasium Freising.

